ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 74
10
ОКТЯБРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1989

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *А. Х. Салтанаева* и *К. С. Фридлянд*

Сдано в набор 12.07.89. Подписано к печати 16.10.89. М-34262. Формат бумаги 70×100¹/₁₆. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.35. Усл. кр.-отт. 12.74. Уч.-изд. л. 14.85. Тираж 2221. Тип. зак. 1764. Цена 1 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34. Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-73-36

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В 34, 9 линия, 12

УДК 581.582.225

Г. В. Коновалова

МОРФОЛОГИЯ ТРЕХ ВИДОВ *ALEXANDRIUM* (*DINOPHYTA*) ИЗ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ

G. V. KONOVALOVA. MORPHOLOGY OF THREE *ALEXANDRIUM* (*DINOPHYTA*) SPECIES FROM COASTAL WATERS OF THE EASTERN KAMCHATKA

Приведено морфологическое описание динофлагеллят рода *Alexandrium* Halim из группы «tamarensis»: *A. excavatum* (Braarud) Balech et Tangen, *A. tamarense* (Lebour) Balech, *A. acatenella* (Whedon et Kofoid) Balech, найденных в Олюторском и Авачинском заливах во время «цветения» воды.

Род *Alexandrium* Halim, 1960 описан на основании организма, найденного в гавани порта Александрия (Египет) и названного *A. minutum*. В дальнейшем оказалось, что новый род весьма близок к группе видов гетерогенного в морфологическом отношении рода *Gonyaulax*, носящей название «tamarensis» или «catenella» (Balech, 1977, 1980; Balech, Tangen, 1985, и др.). Это название она получила по типичному представителю — *Gonyaulax tamarensis* Lebour (1925). На ее основе был создан род *Protogonyaulax* (Taylor, 1979). Однако несколько родственных группе «tamarensis» видов из родов *Alexandrium*, *Gessnerium* Halim и, в частности, *A. minutum* отличаются от представителей рода *Protogonyaulax* только тем, что первая апикальная пластинка эпитеки (*1'*) и апикальная поровая пластинка (*Po*) соединены не прямо (как у *Protogonyaulax*), а посредством тонкого нитевидного образования. E. Balech и K. Tangen (1985), приводя веские аргументы, считают этот признак второстепенным и полагают, что различие в конфигурации *1'*—*Po* не является достаточным критерием для дифференциации на родовом уровне. Поэтому Balech (1985) предложил объединить под родовым названием *Alexandrium* все виды комплекса «tamarensis» и близкие им морфологически вне зависимости от того, прямо или посредством нитевидного образования соединены указанные пластинки. Таким образом, р. *Alexandrium* (Balech, 1985) объединяет гомогенную группу видов, которые отличаются от представителей рода *Gonyaulax* отсутствием вставочных пластинок на эпитеке, тонкой, прозрачной, без явной скульптуры текой, отсутствием на ней рогов и хорошо заметных шипов, а также довольно хорошо развитой крыловидной каемкой по краям пояска и борозды. Их табулярная формула (*Po*, *4'*, *6''*, *6C*, *5'''*, *2''''* и *7—10S*) включает: поровую пластинку (*Po*), 4 апикальные, 6 предпоясковых, 6 поясковых, 5 после- или подпоясковых, 2 антапикальные (или околобороздковые) и 7—10 бороздковых пластинок. Первая подпоясковая пластинка *1'''* рода *Gonyaulax*, по C. Kofoid (см. Balech, 1977), является здесь левой передней бороздковой *Ssa*. Этот комплекс видов имеет и очевидное физиологическое сходство, так как многие его представители продуцируют нейротоксины. Виды этого рода являются причиной многочисленных токсичных «красных приливов» и пагубно воздействуют на человека, употребляющего в пищу морских животных, накапливающих токсины. С каждым годом они приобретают все более широкое распространение, растет число случаев токсичных «красных приливов» и в СССР у тихоокеанского побережья Камчатки.

Всестороннее исследование данной группы видов приобретает особое значение. Наибольшие трудности представляет идентификация видов, наиболее близких к *A. tamarense*, так как они, и в особенности сам этот вид, обладают большой морфологической изменчивостью (Taylor, 1975), поэтому морфологический анализ представляет первостепенную задачу. Из приведенных видов в морях СССР был известен только *A. tamarense* в Баренцевом (Роухияйнен, 1961) и Охотском (Киселев, 1959) морях, а также в Японском море у берегов о-ва Хонсю (Fukuyo et al., 1985). Детальное морфологическое описание этих видов в отечественной литературе отсутствует.

Материалом исследования служили пробы фитопланктона,[1] взятые батометром у поверхности воды (0—0.5 м) в период токсичных «красных приливов» в Авачинской губе в середине августа 1984 г. и июне 1987 г. (температура воды 14.0—14.8 и 10.0—13.4 °С соответственно), а также в Олюторском заливе (Берингово море), у поселка Апука, недалеко от устья реки с одноименным названием, в конце июля 1986 г. (температура воды 12.6—14.0 °С).

Материал изучали с помощью светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов. Для детального исследования теки под СМ панцирь отделяли от содержимого и расчленяли на пластинки 5 %-ным водным раствором гипохлорита натрия (капля которого наносится под край покровного стекла), а также путем прокатывания клеток между предметным и покровным стеклами в небольшом количестве воды, помогая удалению цитоплазмы быстрым надавливанием (постукиванием) препаровальной иглой (Graham, 1942; Киселев, 1950; Balech, 1977). При рассмотрении под СМ пустых панцирей или их отдельных частей при необходимости использовали красители, лучшими из которых являются растворы, содержащие йод. Наиболее эффективен предложенный недавно Imamura и Fukuyo (см. Taylor, 1987): йод (кристаллический) — 2.6 г, йодистый калий — 5.0 г, хлорал гидрат — 4.0 г, дистиллированная вода — 10 мл. Методика подготовки препаратов водорослей для исследования на СЭМ, примененная нами в данной работе и предусматривающая сохранение нежных органических структур панциря, описана Т. Ю. Орловой (1988). Достаточно подробно методы, а также результаты и перспективы исследования панцирных динофлагеллят при помощи СЭМ изложены Balech (1975). Идентификацию видов проводили посредством тщательного табулярного анализа с использованием системы обозначения пластинок Balech (1977), основанной на системе Kofoid (см. Balech, 1977), общепринятой при современных исследованиях динофлагеллят.

Alexandrium excavatum (Braarud) Balech et Tangen

(рис. 1, *1—10*; табл. *7*, *8*)

Balech et Tangen 1985, Sarsia, 70, p. 335, 336. — *Gonyaulax tamarensis* Lebour var. *excavata* Braarud, 1945, Avh. Norske Vidensk. Akad., Math-Naturv. Kl., 1944 (II), p. 10—12, 14. — *Gonyaulax excavata* (Braarud) Balech, 1971, Publ. Serv. hidrogr. naval Buenos Aires, 654, p. 28.

Клетки одиночные, обычно имеют несколько неправильную округло-пятиугольную форму (рис. 1, *1—4*). В среднем длина клеток лишь немного превышает ширину (31.9×31.6 мкм), размах колебаний небольшой — 30—34.8× ×30—35 мкм, однако встречаются клетки, у которых ширина вместе с выступающим крылом пояска слегка превышают длину. Эпитека округло-коническая с более или менее заметными плечами [2] и апексом. Поясок сильно вдавленный, нисходящий (влево завитой), края отстоят друг от друга на ширину

---

[1] За отбор проб искренне признательна сотрудникам Камчатского отдела ТИГ ДВО АН СССР В. В. Ошуркову, А. В. Ржавскому и Н. К. Симаковой.

[2] Плечо — шов на эпитеке в месте сочленения апикальных и предпоясковых пластинок.

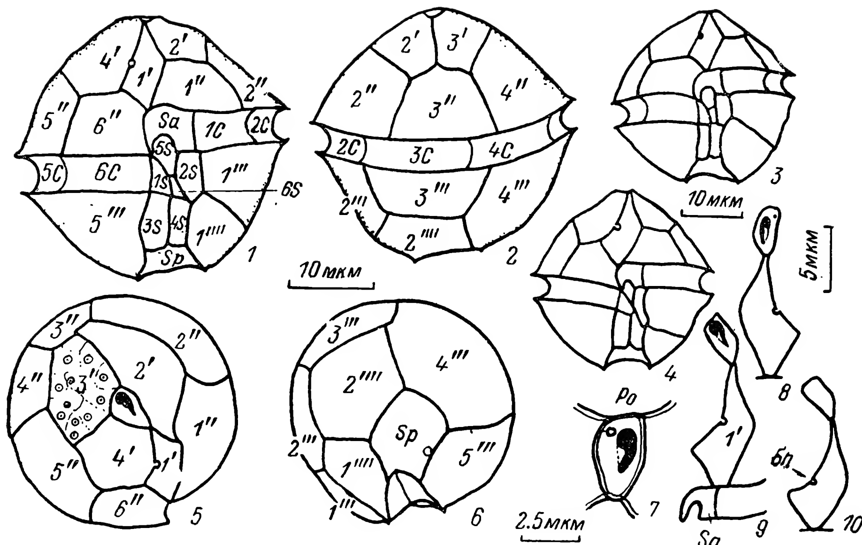


Рис. 1. *Alexandrium excavatum.*

1, 3, 4 — вид клетки с брюшной стороны и строение борозды (*1*); *2* — вид сзади; *5* — вид эпитеки сверху; *6* — вид гипотеки снизу; *7* — строение апикальной пластинки (*Po*); *8—10* — вариации апикальной поровой (*Po*), первой апикальной (*1'*) и верхней бороздковой (*Sa*) пластинок, а также вид и положение брюшной поры (*бп*).

пояска, ширина поясковой каймы 1—2 мкм. Гипотека чашевидная, всегда асимметричная со слегка волнистыми боками и обычно хорошо заметной с брюшной стороны вмятиной в области антапекса. Борозда широкая (1.2—2 ширины пояска), довольно глубокая, с выраженными мембраноподобными выступами по краям. Тека тонкая, нежно кожистая, в нижней части несколько волнистая. Вся тека, включая зоны пояска и борозды, пронизана порами 0.1—0.3 мкм диам. Поры располагаются неравномерно: их больше в краевых зонах пояска и борозды. Отверстия часто открываются наружу в центре небольших бугорков наподобие кратеров, при небольшом увеличении СЭМ напоминают сыпь (таблица, *7*, *8*), а при максимальных увеличениях СМ видны в виде точек, окруженных кольцами (рис. 1, *5*). Швы плотные, гиалиновые, как правило, выступающие. Табулярная формула панциря *Po*, *4'*, *6''*, *6C*, *5'''*, *2''''8S* (рис. 1, *1—6*). Формула эпитеки *Po*, *4'*, *6''* (рис. 1, *5*). Пластинка *Po*[3] — неправильной четырехугольно-овальной формы (рис. 1, *7—10*). С дорзальной стороны она более или менее прямая, с вентральной — обычно усеченная. Апикальная пора в форме уха, с утолщением (callus) по внутреннему краю пластинки в виде запятой или вопросительного знака. В верхнем правом углу (рис. 1, *7*) нередко наблюдается округлая или эллипсоидная пора, которая характерна для многих *Protogonyaulax* и служит для соединения клеток в цепочки, она называется прикрепляющей порой (Fukuyo, 1985). Первая апикальная пластинка (*1'*) имеет обычно неправильно-ромбовидную форму и соединяется одновременно с апексом и бороздой (рис. 1, *9*). Верхняя часть ее более или менее вытянутая, конусовидная или усеченная, а нижняя образует угол, вершина которого, примыкающая к борозде, иногда прямо срезана (рис. 1, *8*, *9*). Первая верхняя сторона обычно несколько вогнута, что хорошо заметно у отдельных пластинок, но не у целых экземпляров, в то время как нижняя левая — слабо выпуклая или прямая. В середине верхнего правого края пластинки или немного

[3] Y. Fukuyo (1985) называет пластинку *Po* со всеми составляющими ее элементами поровым комплексом.

ниже расположено отверстие брюшной поры. Две другие апикальные пластинки (*2′* и *3′*) имеют форму неправильных шестиугольников (*3′* — более симметрична). Однако сторона пластинки *3′*, примыкающая к *2′*, всегда больше той, которая сочленяется с *4′*. Пластинка *4′* — пятиугольная и меньше двух предыдущих. Среди предпоясковых пластин выделяется относительно небольшая пятиугольная пластинка *6″*. Ее левый внутренний край всегда вогнут и несет вырост в виде плавника в левом нижнем углу. Все пластинки пояска сильно вогнуты, первая из них (*1C*) отделена от борозды валиком, а последняя (*6C*) — только узкой канавкой. Формула гипотеки: *5‴*, *2⁗* (рис. 1, *6*). Наиболее крупная из подпоясковых пластинок — *4‴*. Антапикальная пластинка *1⁗* обычно несколько ниже других, вогнута и укреплена заметно выступающим внутренним краем. Она более узкая, нежели *2⁗*, ее внутренний (бороздковый) край выступающий, выпуклый, нередко извилистый и поддерживается хорошо развитым крыловидным выростом, сильно выступающим у антапекса. Пластинка 2⁗ — крупная, пятиугольная, самая короткая ее сторона та, что соприкасается с пластинкой *1⁗*. Борозда содержит 9—10 пластинок разной величины, из которых 8 хорошо заметны [4] (рис. 1, *1*, *2*, *4*): переднюю верхнюю бороздковую (*Sa*), правую переднюю (*1S*), левую переднюю (*2S*), правую заднюю (*3S*), левую заднюю (*4S*), среднюю переднюю (*5S*), среднюю заднюю (*6S*) и заднюю (*sp*). Пластинка *Sa* относительно высокая и широкая. Ширина, как правило, превышает высоту (длину). Выемка, образованная внутренней пластинкой (*5S*), обычно небольшая (до 1/2 высоты *Sa*) и придает этой пластинке форму широкого крюка с притупленным концом. Пластинка *1S* треугольная, ее внутренняя боковая сторона более или менее выпуклая, реже прямая, в верхней части уплощенная. Пластинка *2S* сравнительно крупная, высокая и довольно узкая, неправильной 4—5-угольной формы, довольно изменчива. Между двумя последними пластинками лежат две мелкие промежуточные частично закрытые *1S* : *5S* и *6S*. Пластинка *5S* неправильной овальной формы, вверху имеет закругленный выступ, который смыкается с вогнутым краем *Sa*; *6S* — неправильной 4-угольной формы. Средние пластинки *3S* и *4S* также относительно крупные, разной величины, неправильной 4-угольной, реже 5-угольной формы, вытянуты вдоль борозды, причем правая (*3S*) обычно несколько выше и слегка сужается внизу. Они примыкают к крупной задней (нижней) пластинке борозды *sp*. Она 5-угольная, несколько вытянута в длину, задние стороны ее прямые или слегка выпуклые, боковые, примыкающие к *1⁗* и *5‴*, всегда несколько выгнуты. Средняя часть пластинки (антапикальная область клетки) вогнута, что характерно для вида. В правой ее части обычно расположена прикрепляющая пора, вправо от которой отходит небольшой каналец или складочка (см. таблицу).

Покоящиеся споры продолговато-яйцевидные, с гладкой плотной оболочкой, всегда крупнее вегетативных клеток, дл. 45—55, шир. 25—30 мкм (Dale, 1977).

Внутренняя структура *A. excavatum*, наблюдаемая в СМ, не отличается оригинальностью и в общих чертах присуща всей группе «tamarensis». Ядро овальное, расположено в центре ближе к брюшной стороне, хлоропласты удлиненно-овальные, многочисленные, в живой клетке расположены обычно радиально, цвет их от желто-коричневого до темно-коричневого, в культурах, как указывают Balech и Tangen (1985), могут быть красновато-коричневыми.

---

[4] Balech и Tangen (1985) указывают для этого вида еще две очень маленькие пластинки (*S ac a* и *S ac p* — верхняя и нижняя добавочные бороздковые пластинки), которые примыкают к верхней правой бороздковой пластинке 1*S* и прикрыты ее краем, что делает их труднодоступными для наблюдения.

Следуя в описании и обозначении бороздковых пластинок за Balech и Tangen (1985), мы упростили обозначения некоторых из них. В нашем описании *S d a*=1*S*; *S s a*=2*S*; *S d p*=3*S*; *S s p*=4*S*; *S m a*=5*S*; *S m p*=6*S*, остальные обозначения совпадают.

Вид описан из Ослофьорда, где обитает постоянно, найден в центральной Атлантике (Balech, 1971), образует «красные приливы» у берегов Аргентины (Carreto et al., 1985, 1986), а также в Норвежском море у западных берегов Норвегии (Langeland et al., 1984). В СССР обнаружен в Олюторском заливе Берингова моря в конце июля 1986 г. в период «цветения» воды.

Alexandrium tamarense (Lebour) Balech
(рис. 2, *1—21*; табл. *1—6*)

Balech 1985, «Toxic Dinofl.», p. 37. — *Gonyaulax tamarensis* Lebour, 1925, p. 95. — *Gonyaulax tamarensis* Lebour, Balech 1977, Hidrobiol. 5, 6, pl. 1, 2. — *Gonyaulax excavata* (Braarud) Balech, Fukuyo 1979, «Toxic Dinofl. blooms», p. 62. — *Gessnerium tamarense* (Lebour) Loeblich III et Loeblich, 1979, «Toxic Dinofl. blooms», p. 44. — *Protogonyaulax tamarensis* (Lebour) Taylor, 1979, «Toxic Dinofl. blooms», p. 51. — *Protogonyaulax tamarensis* (Lebour) Taylor, Fukuyo 1985, Bull. of Mar. Sci., 37, 2, p. 532.

Клетки одиночные или в колониях из 2—4, несколько неправильной широкояйцевидной формы, длина всегда превышает ширину (таблица, *4*, *6*; рис. 2, *1—6*, *12*, *14—16*). Средняя дл. 33.4, шир. 32 мкм, предельная — 23—37×22.5—35 мкм. Эпитека равна гипотеке, от тупоконической до полушаровидной без выступающих плечей, но нередко с заметным апексом. Поясок вдавленный, нисходящий, края его отстоят на ширину пояска. Поясковая каемка выраженная, слабоволнистая по краю. Гипотека чашевидная или округло-коническая, асимметричная, с ровными или изогнутыми боками, в области антапекса, как правило, ровная или чуть выпуклая. Борозда хорошо выраженная, широкая (1—2 ширины пояска), с сильно изогнутым левым краем, к заднему концу расширяющаяся. Тека тонкая, кожистая, пронизана порами, которые открываются наружу посередине небольших бугорков. В области антапекса нередко наблюдаются небольшие выросты, напоминающие сосочки, видимые при большом увеличении СМ в виде мельчайших шипиков (таблица, *1*, *2*, *5*; рис. 2, *7*, *9*). Швы заметные, с выступающими, как правило, краями, ширина их зависит от возраста организма.

Табулярная формула *Po*, *4'*, *6''*, *6C*, *5'''*, *2''''*, *8S* (рис. 2, *1—3*, *7—9*). Формула эпитеки *Po*, *4'*, *6''*. Ро неправильной 4- или 5-угольно-овальной формы (рис. 2, *8*, *17*, *18*, *20*). Сторона, примыкающая к апикальной пластинке *4'*, почти всегда несколько вогнутая или прямая. В остальном строение *Po*, включая структуру апикальной и прикрепляющей пор, идентично строению таковой *A. excavatum*. Пластинка *1'* имеет неправильно-ромбовидную форму с усеченными передним и задним концами, боковые стороны ее прямые или изогнуты в одном направлении (рис. 2, *1*, *3*, *8*, *19*, *20*). Отверстие брюшной поры располагается обычно несколько выше или ниже середины правого края пластинки. Другие апикальные пластинки более изменчивы по формуле. Две из них — *2'* и *3'* — имеют форму неправильных 6-угольников и примерно одинаковые размеры (*2'* всегда несколько больше), *4'*—5-угольная и обычно меньше двух предыдущих. Предпоясковые пластинки тождественны таковым *A. excavatum* и менее изменчивы по форме. Строение поясковых пластинок также не имеет принципиальных отличий от таковых предыдущего вида. Как и у всех представителей этого рода, собственно гипотеку формируют 5 подпоясковых пластинок (*5'''*) и две антапикальные или околобороздковые (*2''''*). К ним примыкают и пластинки нижней части борозды, в частности *Sp*. Пластинка *1'''* относительно крупная и мало варьирует по форме и размерам. Наиболее крупной среди подпоясковых пластинок обычно бывает 5-угольная *4'''*. Пластинки *5'''* и *1''''*, примыкающие к правому и левому краям борозды, отделяются от нее невысоким крыловидным выростом. Пластинка *2''''* отличается изяществом

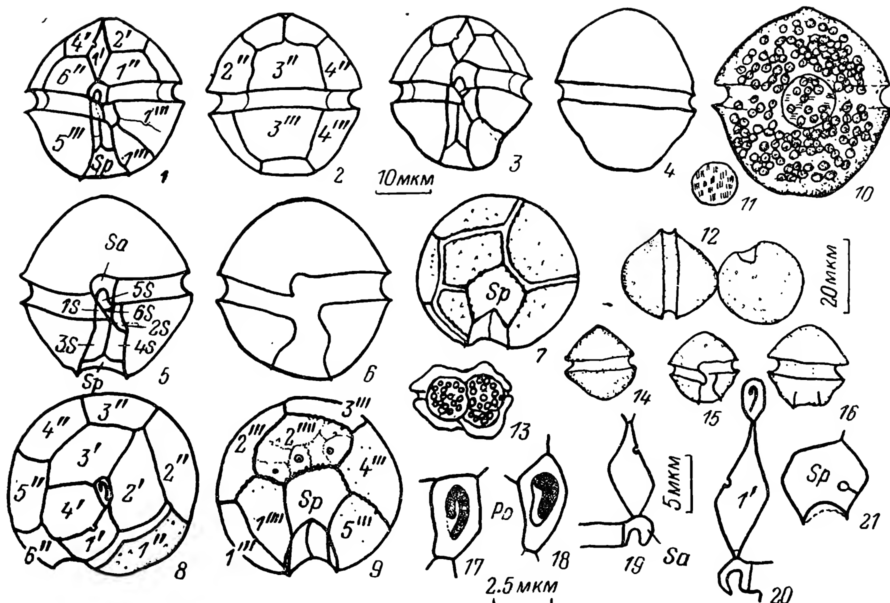


Рис. 2. *Alexandrium tamarense.*

1, 3, 5, 6 — очертание и строение клетки с брюшной стороны; *2, 4* — вид со спинной стороны; *7, 9* — вид снизу (строение гипотеки); *8* — вид эпитеки сверху; *10* — клетка без панциря с хлоропластами и ядром; *11* — ядро; *12* — цепочка из двух клеток; *13* — клетка в процессе вегетативного деления; *14—16* — вид нескольких клеток с разных сторон; *17, 18* — вариации пластинки *Po*; *19, 20* — вид и характер сочленения трех пластинок: *Po* — *1'* — *Sa*; *21* — нижняя бороздковая пластинка *Sp*.

и имеет веерообразную форму. Бороздковых пластинок 8 (рис. 2, *1*, *3*, *5*; таблица, *3*). Семь из них относительно мелкие и довольно стабильные по форме, восьмая, нижняя пластинка *Sp*, самая крупная и весьма изменчивая. *Sa* высокая, выступающая, высота, как правило, превышает ширину или равна ей. Она имеет форму крючка с очень выпуклым, слегка усеченным передним краем и заостренным концом. Выемка, образованная *5S*, довольно глубокая — половина или более высоты *Sa*. Треугольная пластинка *1S*, смыкаясь с *2S*, часто закрывает небольшую 4-угольной формы пластинку *6S*. Вытянутые в длину 4-угольные пластинки *3S* и *4S* нижними сторонами образуют угол. Обычно одна из пластинок шире или длиннее другой. *Sp* имеет неправильную 5—6-угольную изменчивую форму: от вытянутой в длину до широкой и короткой (рис. 2, *7*, *9*, *21*; таблица, *5*). Средняя часть пластинки слабовыпуклая или прямая, реже слегка вогнутая. В правой нижней части ее расположена прикрепляющая пора с канальцем.

Покоящиеся споры эллипсоидной формы, с гладкой плотной оболочкой, более крупные, чем вегетативные клетки: дл. 38—56, шир. 23—32 мкм (см. Fukuyo, 1985).

Хлоропласты овальные, многочисленные, желтовато-коричневые; ядро округлое, довольно крупное, в центре клетки (рис. 2, *10*, *11*).

Вид, вероятно, неритический, широко распространен в прибрежных водах морей и океанов северного полушария. В СССР обитает в Баренцевом, Беринговом, Охотском и Японском морях, образует «красные приливы» у тихоокеанских берегов Камчатки.

Alexandrium acatenella (Whedon et Kofoid) Balech
(рис. 3, *1—11*)

Balech 1985, «Toxic Dinofl.», p. 37. — *Gonyaulax acatenella* Whedon et Kofoid, 1936, Univ. Calif. Publ. Zool., 41, p. 31. — *Gessnerium acatenella* (Whedon et Kofoid) Loeblich III et Loeblich, 1979, «Toxic Dinofl. blooms», p. 44. — *Protogonyaulax acatenella* (Whedon et Kofoid) Taylor, 1979, «Toxic Dinofl. blooms», p. 51.

Клетки одиночные, относительно крупные, удлиненно-яйцевидной или эллипсоидной формы, средние размеры: 50 мкм дл., 40.2 мкм шир., предельные — 45—60×36—48 мкм (рис. 3, *1*, *2*, *5*). Эпитека выше гипотеки, тупо-коническая, с прямыми сторонами, хорошо выраженными плечами и заметным апексом. Поясок сильно вдавленный, нисходящий, края отстоят друг от друга на ширину пояска, ширина оторочки 1—1.5 мкм. Гипотека чашевидная, асимметричная, с прямыми или слегка волнистыми в нижней части сторонами, заметной вмятиной в области антапекса и несколько выступающей внизу правой стороной. Борозда довольно широкая (1.1—1.8 ширины пояска) и глубокая, с перепонкой по бокам, хорошо заметной в нижней части. Тека относительно ровная, гладкая, пронизана порами. Швы плотные, гиалиновые, выступающие. Формула панциря *Po*, *4′*, *6″*, *6C*, *8S*, *5‴*, *2⁗*, *7—8* (рис. 3, *3*, *4*). Формула эпитеки *Po*, *4′*, *6″* (рис. 3, *3*, *11*). Апикальная поровая пластинка изменчивая, неправильной 4- или 5-угольной формы. Апикальная пора овальная или в форме уха, с утолщением, (callus) в виде вопросительного знака. Первая апикальная пластинка неправильной 4-угольной формы, вытянута в длину и изогнута в месте отверстия брюшной поры (рис. 3, *6—11*). Верхний правый угол вытянут и сужен, в месте прикрепления к *Po* — притуплен, нижний левый угол также сильно вытянут и образует на конце острие, которое как бы входит в зазубринку на пластинке *Sa* (рис. 3, *8*). Отверстие брюшной поры располагается посередине вогнутого края пластинки или несколько выше ее. Из прочих апикальных пластинок самая крупная — 6-угольная *2′*, две другие (6-угольная *3′* и округло 5-угольная *4′*) примерно одинаковых размеров. Форма и величина припоясковых пластинок принципиальных отличий от таковых предшествующих видов не имеют. Пластинка *6″* здесь также остается самой маленькой. Ничем по существу не отличается от предыдущих видов и строение гипотеки. Она также содержит *5‴* подпоясковых и *2⁗* антапикальные пластинки. В формировании гипотеки участвуют и нижние пластинки борозды (рис. 3, *4*). В серии 7—8-бороздковых пластинок наиболее характерной является передняя бороздковая пластинка *Sa* (рис. 3, *1*). Высота ее всегда превышает ширину, выемка, образованная *5S*, небольшая, не доходит до половины высоты пластинки и придает ей форму загнутого острого коготка или клюва (рис. 3, *1*, *7*, *8*). Несколько своеобразна и правая передняя (треугольная) пластинка *1S*. Внутренняя сторона ее довольно выпуклая, а угол, к которому примыкают пластинки *3S* и *4S*, почти всегда тупо закруглен. Пластинки *3S* и *4S* примерно одинаковые по размерам, вытянуты в длину, но 5-угольная *4S* немного шире. Задняя пластинка борозды *Sp* также самая крупная в этой серии, 5-угольная, более симметричная, в средней части слегка вогнутая, что делает несколько вогнутой антапикальную область клетки.

Хлоропласты округлые, коричневые, многочисленные; ядро овальное, в центре клетки.

Вид описан из прибрежных вод в районе Сан-Франциско (Whedon, Kofoid, 1936). В морях СССР ранее не указывался, найден в Авачинской бухте в августе 1984 г. как сопутствующий *A. tamarense* в период «цветения» воды.

Основываясь на морфологической характеристике приведенных видов, нетрудно заметить их большое сходство. Balech (1977) относил эти виды к группе хорошо изученных еще в 1977 г., однако до сих пор дифференциация первых

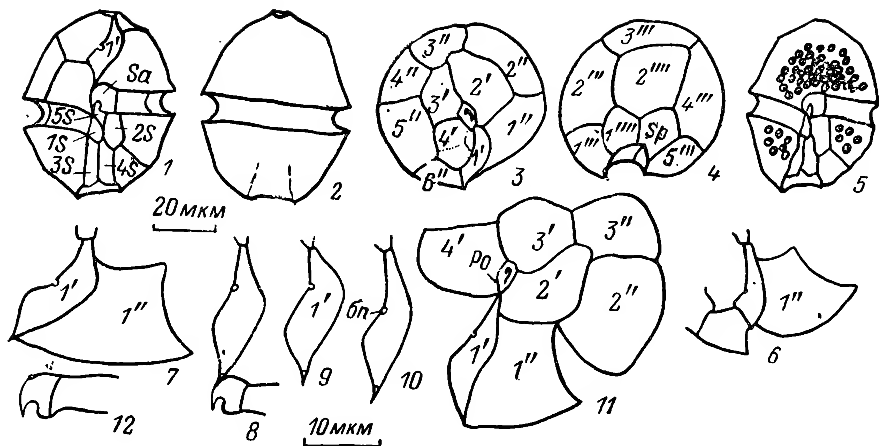


Рис. 3. *Alexandrium acatenella.*

1, *5* — вид клеток с брюшной стороны; *2* — вид сзади; *3*, *4* — строение эпитеки и гипотеки; *6*, *7*, *11* — фрагменты эпитеки; *8*—*10* — варианты пластинки *1'* и положение брюшной поры; *8*, *12* — форма пластинки *Sa*.

двух из них представляет значительные трудности. Видовые критерии в ряде случаев все еще остаются недостаточно четкими. Имея богатейший опыт расчленения панцирей динофлагеллят, Balech (1977 : 122) после тщательного исследования морфологии *G. tamarensis* писал, что «этот вид оказывается труднее отличить от *G. excavata*, чем я сам предполагал». Fukuyo (1985), например, считает базионим *A. excavatum* — *G. tamarensis* var. *excavata* Braarud — синонимом *P. tamarensis*. Рассчитывать на достаточно надежные результаты в определении этих видов в дальнейшем, по-видимому, можно лишь при использовании массового природного материала в сочетании с методом культур. Материал, которым мы располагали, содержал наряду с *A. tamarense* другой, отличающийся от него вид, тождественный по ряду признаков *A. excavatum*. Один из основных критериев — форма клетки и отношение ее длины к ширине. Важным отличительным признаком является наличие или отсутствие явной выемки в антапикальной области. Достаточно надежным критерием считалось строение передней бороздковой пластинки *Sa*, но в литературе на этот счет появились противоречия. Ранее Balech (1977) отмечал, что у всех хорошо изученных экземпляров *G. tamarensis Sa* относительно высокая и узкая, позднее Balech и Tangen (1985) таким же образом характеризуют аналогичную пластинку *A. excavatum*, хотя на рисунке последнего вида у Balech (1985) она выглядит более низкой и широкой, как и у нас. Отмеченные нами другие отличительные признаки этой пластинки, а также первой апикальной и некоторых других, возможно, являются достаточно консервативными в пределах вида. Заметные различия наблюдаются в скульптуре теки. Швы у *A. excavatum*, как правило, гладкие, плотные, выступающие, отчего пластинки кажутся несколько вдавленными. Тека более гладкая, усыпана мелкими порами. Швы у *A. tamarense* менее заметные в СЭМ, с выступающими неровными краями; бугорки или шипики на теке нередко довольно крупные, четко заметные в области гипотеки, что также хорошо показано у F. J. R. Taylor (1975) на материале культур. Бугристая, с явными выростами в виде сосочков оболочка была особенно характерна для более мелких и менее округлых экземпляров, собранных в Авачинской бухте в августе 1984 г. (см. таблицу, *1*, *2*; рис. 2, *12*, *14*). Эти последние Fukuyo (личное сообщение) считал возможным выделить в качестве разновидности или формы *A. tamarense*. Очевидно, что для решения этого и ряда других вопросов, связанных с двумя морфологически близкими видами, необходимы

дальнейшие исследования их сложных жизненных циклов как в естественных, так и искусственных условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Киселев И. А. Панцирные жгутиконосцы // М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 279 с. — *Киселев И. А.* Качественный и количественный состав фитопланктона и его распределение в водах у Южного Сахалина и Южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. 1969. Вып. 6. С. 58—77. — *Орлова Т. Ю.* К вопросу о формировании апертуры у представителей рода *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 7. С. 988—990. — *Роухияйнен М. И.* Особенности весеннего развития фитопланктона в 1955—1957 гг. // Гидробиологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. М.; Л.: Наука, 1961. С. 98—108. — *Balech E.* Microplancton del Atlantico ecuatorial oeste (Equalant I) // Publ. Serv. hidrogr. naval B. Aires. 1971. N 654. P. 1—103. — *Balech E.* Estructuruas de *Protoperidinium* en microscopia electronica de barrido // Neotropica. 1975. Vol. 21, N 64. P. 20—25. — *Balech E.* Cuatro especies de *Gonyaulax* sensu lato, consideraciones sobre el genero (*Dinoflagellata*) // Rev. Mus. Agr. Nat. Hidrobiologia. 1977. Vol. 5, N 6. P. 115—136. — *Balech E.* On thecal morphology of dinoflagellates with special emphasis on circular and sulcal plates // An. cetro Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nal. Auton. Mexico. 1980. Vol. 7, N 1. P. 57—68. — *Balech E.* The genus *Alexandrium* or *Gonyaulax* of the tamarensis group // Toxic dinoflagellates. Proc. 3rd Int. Conf., St. Andrews, June 8—12, 1985. New York et al., 1985. P. 33—38. — *Balech E.*, *Tangen K.* Morphology and taxonomy of toxic species in the tamarensis group (*Dinophyceae*): *Alexandrium excavatum* (Braarud) comb. nov. and *Alexandrium ostenfeldii* (Paulsen) comb. nov. // Sarsia. 1985. Vol. 70, N 4. P. 333—343. — *Carreto J. I.*, *Benavides H. R.*, *Negri R. M.*, *Glorioso P. D.* Toxic red-tide in the Argentine sea. Phytoplankton distribution and survival of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax excavata* in a frontal area // J. Plankton Res. 1986. Vol. 8, N 1. P. 15—28. — *Carreto J. I.*, *Negri R. M.*, *Benavides H. R.*, *Akselman R.* Toxic dinoflagellate blooms in the Argentine sea // Toxic Dinoflagellates. Proc. 3rd. Int. Conf., St. Andrews, June 8—12, 1985. New York et al., 1985. P. 147—152. — *Dale B.* Cysts of the toxic red-tide dinoflagellate *Gonyaulax excavata* (Braarud) Balech from Oslofjorden, Norway // Sarsia. 1977. Vol. 63, N 1. P. 29—34. — *Fukuyo Y.* Morphology of *Protogonyaulax tamarensis* (Lebour) Taylor and *Protogonyaulax catenella* (Whedon and Kofoid) Taylor from Japanese coastal waters // Bull. Mar. Sci. 1985. Vol. 37, N 2. P. 529—537. — *Fukuyo Y.*, *Yoshida K.*, *Inoue H.* *Protogonyaulax* in Japanese coastal waters // Toxic dinoflagellates. Proc. 3rd. Int. Conf., St. Andrews, June 8—12, 1985. New York et al., 1985. P. 27—32. — *Graham H. W.* Studies in the morphology, taxonomy and biology of the *Peridiniales* // Scient. Res. Cruise VIII «Carnegie», Biol. III. Carnegie Inst. Wash. Publ. 1942. N 542. P. 1—129. — *Langeland G.*, *Hasselgard T.*, *Tangen K.* et al. An outbreak of paralytic shellfish poisoning in western Norway // Sarsia. 1984. Vol. 69, N 2. P. 185—193. — *Lebour M. V.* The dinoflagellates of the northern seas // J. Mar. Biol. Ass. U. K. Plymouth. 1925. 250 p. — *Taylor F. J. R.* Taxonomic difficulties in red tide and paralytic shellfish poison studies: The «tamarensis complex» of *Gonyaulax* // Environ. Letters. 1975. Vol. 9, N 2. P. 103—119. — *Taylor F. J. R.* The toxigenic gonyaulacoid dinoflagellates // Toxic dinoflagellate blooms. New York et al., 1979. P. 47—56. — *Taylor F. J. R.* Terminology / criteria in red tide flagellate identification // Biological Workshop. Intern. Sympos. on Red Tides. Takamatsu, Japan. 1987. 22 p. — *Whedon W. F.*, *Kofoid C. A.* Dinoflagellata of the San Francisco region. I. On the skeletal morphology of two new species *Gonyaulax catenella* and *G. acatenella* // Univ. Calif. Pupl. Zool. 1936. Vol. 41, N 4. P. 25—34.

Тихоокеанский институт географии ДВО АН СССР,
Петропавловск-Камчатский.

Получено 2 VII 1988.

SUMMARY

Morphological characteristics of three toxic species of the genus *Alexandrium* (=*Protogonyaulax*, *Gonyaulax*) from the «tamarensis» group — *A. excavatum*, *A. tamarense*, *A. acatenella* which cause «red floods» near the coast of the eastern Kamchatka are presented.

УДК 581.331.2 : 582.949.2

Пожидаев А. Е.

СТРОЕНИЕ ЭКЗИНЫ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН СЕМЕЙСТВА *LAMIACEAE*

A. E. POZHIDAEV. EXINE STRUCTURE IN POLLEN GRAINS OF THE *LAMIACEAE* FAMILY

На основании изучения с помощью сканирующего электронного микроскопа пыльцевых зерен 303 видов из 153 родов яснотковых разработаны номенклатура и типификация вариантов скульптуры и структуры эктэкзины, приведены данные их распространения в систематических группах семейства. Особо выделены случаи, когда признаки эктэкзины могут использоваться как диагностические. Все многообразие типов строения эктэкзины сведено в единый морфологический ряд. Анализируются три основные особенности ряда: непрерывность (наличие всех переходных форм), невозможность выделения исходного типа строения эктэкзины и предпочтительного направления движения в последовательности, закономерный характер многообразия. Сделан вывод о неадаптивном характере признаков эктэкзины в сем. *Lamiaceae* в силу непрерывности ряда переходных форм между всеми их крайними вариантами. Полученные данные не позволяют выделить исходный тип строения эктэкзины, поэтому ряд, несмотря на дихотомичную форму, не может считаться картиной дивергенции признака, т. е. генеалогией его вариантов, следовательно, обсуждаемые данные не имеют филогенетического содержания. Вывод о неконтролируемости естественным отбором признаков строения эктэкзины позволяет говорить о закономерностях организации самой структуры, которые проявляются в данном случае в несмазанном виде. Рассматриваются некоторые закономерности, связывающие признаки различных типов эктэкзины, возникающие параллельно в различных группах этого семейства. Признаки эктэкзины не являются, вероятно, атрибутом какого-либо таксона и в незначительной степени характеризуют его систематическое положение, определяясь, по-видимому, конструктивными особенностями самой экзины в сем. *Lamiaceae*.

В настоящее время палинологические данные по сем. *Lamiaceae*, одному из крупнейших среди цветковых (более 3500 видов из 180 родов; Willis, 1973), далеко не полны. Несмотря на обширность палинологической литературы, содержащей описания пыльцевых зерен (ПЗ) отдельных видов и родов этого семейства, существуют только несколько работ, дающих достаточно полную картину многообразия отдельных палинологических признаков, их распределения в систематических группах всего семейства, а также анализ систематического и филогенетического значения этих признаков. Это прежде всего работы J. Leitner (1942), установившей связь между степенью развития мужского гаметофита (число клеток в зрелом ПЗ) и типом пыльцы (число борозд ПЗ); G. Erdtman (1945), давшего краткий обзор морфологических типов ПЗ и предложившего разделение всего семейства на две большие группы по признаку числа борозд ПЗ; C. Risch (1956) и R. Wunderlich (1967), давших классификации формы ПЗ в этом семействе. Таким образом, судя по литературным данным, имеется достаточно полная характеристика только двух палинологических признаков — числа апертур и формы ПЗ. Поэтому в задачи работы входило получение возможно более полной характеристики признаков строения эктэкзины — ее структуры и скульптуры, анализ которых отсутствует в литературе. Используемые методики сканирующей электронной микроскопии позволяют подробно описать многообразие этих признаков ПЗ сем. *Lamiaceae*, которые широко используются в систематических целях на видовом уровне (Bassett, Munro, 1986) и не применялись для описания надвидовых таксонов. Отдельной задачей ис-

следования стояла разработка и уточнение терминологии, необходимой для описания строения эктэкзины ПЗ этого семейства.

Целью исследования был анализ названных признаков эктэкзины как систематических и оценка границ возможного их использования в филогенетических построениях.

В работе использована система семейства Wunderlich (1967), положившей в ее основу идею Erdtman о подразделении всего семейства по признаку числа борозд ПЗ на две группы. Обосновывая большую естественность такого деления по сравнению с более ранними системами, Wunderlich привлекла данные Leitner по числу клеток в зрелых ПЗ (коррелирующему с числом борозд на 95 %: Cantino, Sanders, 1986) и ряд других эмбриологических признаков, также хорошо коррелирующих с признаками пыльцы. Естественность этого деления была подтверждена различными биохимическими данными (El-Gazzar, Watson, 1970; Kooiman, 1972; Зоз, Литвиненко, 1979) и признаками проростков (Васильченко, 1947). Таким образом, система Wunderlich, по крайней мере в своих крупных делениях, может считаться достаточно обоснованной и более естественной, чем широко используемый вариант J. Briquet (1897). Однако предложенные Wunderlich изменения в некоторых случаях коснулись не столько состава таксонов этой системы, сколько их порядка и ранга, что, например, в группе *B* подсем. *Saturejoideae* только увеличило систематическую неоднородность.

Материал и методика

Материалом для работы служили образцы пыльцы, отобранные в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Ленинградского государственного университета (LECB), а также полученные из гербариев Британского музея (BM), Нью-Йоркского ботанического сада (NY), Пекинского института ботаники (PE), Национального гербария Австралии (CANB). Исследованы ПЗ 303 видов из 153 родов. В работе также были использованы материалы палинологической иконотеки, хранящейся в музее БИН АН СССР (Архангельский, 1972).

Пыльца исследована с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35 в кабинете сканирующей электронной микроскопии лаборатории палеоботаники БИН АН СССР.

Пыльцу из размоченного в горячей воде бутона без какой-либо предварительной обработки под бинокулярами переносили на столик-держатель и закрепляли на двустороннелипкой пленке «Scotsch». Далее производили напыление золотом. Сколы пыльцевых оболочек были получены в процессе подготовки образцов для изучения на сканирующем микроскопе случайно, без использования каких-либо специальных методик, либо были сделаны следующим образом. Пыльцу из размоченного бутона переносили на поверхность предметного стекла и подсушивали. Затем несколько раз тщательно растирали по его поверхности глазной палочкой, после чего раздавленные пыльцевые зерна переносили на столик-держатель и напыляли золотом.

Результаты

Изучение ПЗ представителей сем. *Lamiaceae* методами сканирующей электронной микроскопии позволяет оценить морфологический потенциал эктэкзины по двум ее признакам — структуры и скульптуры.

Элементы структуры эктэкзины — покров, столбиковый слой, подстилающий слой — хорошо выражены у ПЗ всех исследованных яснотковых. Подстилающий слой непрерывный, гомогенный, морфологически наиболее однообразен. Данные И. А. Борзовой (1959) о существовании нескольких вариантов

его строения для сем. *Lamiaceae* не подтверждаются. Строение столбикового слоя более разнообразно. В сем. *Lamiaceae* можно выделить 3 основных его типа (далее — типы структуры).

1. Stachys-тип. Слой состоит из простых неветвящихся столбиков, головки которых, сливаясь, образуют покров (табл. I, *1—6*).

2. Amethystea-тип. Слой разделен на две зоны за счет ветвления столбиков в верхней части. Сливаясь, головки столбиков верхней зоны образуют покров (табл. I, *7—11*).

3. Lamium album-тип. Столбики простые, неветвящиеся, их головки сливаются незначительно, иногда только соприкасаясь верхней утолщенной частью. Структура такой экзины близка к интектатной, по терминологии J. Walker (Walker, Doyle, 1975) (табл. I, *12*).

Эктэкзина Stachys-типа может быть разделена на следующие подтипы.

а. Monarda-подтип. Сливаясь, головки столбиков образуют одинарносетчатый покров (табл. I, *1*, *2*, *6*).

б. Stachys-подтип. Сливаясь, головки столбиков образуют дваждысетчатый покров. При этом столбики располагаются только под перегородками лакун (крупные ячеи сетки первого порядка). Перфорированное дно лакун (более мелкая сетка второго порядка) «натянуто» на этих опорах и самостоятельных столбиков над собой не имеет (табл. I, *3*).

в. Hemizygia-подтип. Сливаясь, головки столбиков образуют дваждысетчатый покров. При этом столбики располагаются под перегородками сетки как первого, так и второго порядков (табл. I, *4*, *5*).

Наиболее разнообразны морфологические признаки покрова. Сравнение вариантов строения поверхности ПЗ, обнаруженных в сем. *Lamiaceae*, позволило расположить их в виде ряда, связывающего в единую последовательность все многообразие морфологических признаков скульптуры (табл. II). Для описания распределения этих признаков в полученной последовательности были разработаны терминология и классификация в виде следующей иерархической системы (в скобках указаны номера микрофотографий на табл. II, соответствующих этим категориям).

I — шиповатая (*32—36*),
  1 — сетчато-шиповатая (*32—34*),
  2 — сетчато-шипиковатая (*35*, *36*);
II — сетчатая (*1—31*),
  1 — булавовидная (*22*),
  2 — одинарносетчатая (*1—5*),
    1) мелколуминарная (*3*),
    2) крупнолуминарная (*1*, *2*),
    3) ямчатая (*4*),
    4) шиповато-ямчатая (*5*);
  3 — дваждысетчатая (*6—18*, *23—31*),
    1) мелколакунарная [1] (*6—8*),
    2) крупнолакунарная (*9—18*, *23—31*),
      А — сжатолакунарная (*9*, *10*),
      Б — дваждылакунарная (*19—21*),
      В — крупноперфорированная (*11—14*),
      Г — неравноперфорированная (*15—18*),
      Д — мелкоперфорированная (*23—31*),
        а) мелкоперфорированная (*23—26*),
        б) гребенчатая (*27*, *30*, *31*),
        в) безлакунарная (*28*, *29*).

[1] При характеристике величины лакун учитывается число перфораций в одной лакуне, а не их (лакун) абсолютный размер.

Кроме основных типов на квадратных врезках приведены микрофотографии их крайних и редко встречающихся вариантов, выпадающих из общего ряда: варианты струйчатой скульптуры, реализованные на разной морфологической основе (*A*, *B*, *D*, *F*); варианты ямчатой (*E*) и дваждысетчатой (*C*) скульптур.

A — струйчатая скульптура на основе дваждысетчатой мелколакунарной, *B* — струйчатая скульптура на основе дваждысетчатой сжатолакунарной, *C* — вариант дваждысетчатой сжатолакунарной скульптуры, *D* — струйчатая скульптура на основе дваждысетчатой крупнолакунарной крупноперфорированной, *E* — ямчатая скульптура на основе дваждысетчатой крупнолакунарной мелкоперфорированной, *F* — струйчатая скульптура на основе дваждысетчатой крупнолакунарной мелкоперфорированной за счет сетки первого порядка.

В предложенной классификации использована следующая терминология: л у м и н о й назван просвет между перегородками одинарной сетки, образованными головками столбиков эктэкзины; п е р ф о р а ц и е й назван просвет между перегородками сетки первого порядка дваждысетчатой скульптуры, которые не образованы головками столбиков и не опираются на них; л а к у н о й назван просвет между перегородками сетки второго порядка дваждысетчатой скульптуры, которые образованы головками столбиков.

Необходимо особо оговорить причины некоторых трудностей и противоречий, возникающих при попытке классифицировать многообразие вариантов скульптуры ПЗ яснотковых (например, нечеткость деления мелко- и крупнолакунарной скульптуры или отнесение безлакунарной скульптуры к крупнолакунарным). Эти причины — в неизбежном несоответствии иерархического принципа классификации и непрерывного характера ряда. Существование этого несоответствия приводит к тому, что совершенная классификация дана быть не может (любой способ деления непрерывного ряда одинаково неестествен).

Ниже приведены описания вариантов эктэкзины, принадлежащих к выделенным категориям (с сохранением за ними использованной системы обозначений).

К шиповатым скульптурам достаточно условно отнесены два подтипа:

1 — с е т ч а т о - ш и п о в а т а я (табл. II, *32—34*) — шипы от мелких (диаметр основания до 0.5 мкм) до очень крупных (до 5.0 мкм). Этому подтипу соответствует Amethystea-тип структуры экзины (табл. I, *9*, *10*). Каждый шипик опирается на несколько тонких столбиков верхнего слоя, которые являются разветвлениями более толстых и редко расположенных столбиков нижнего слоя. В большинстве случаев для скульптур этого подтипа характерен крайне мелкий (менее 0.1 мкм) размер перфораций, возникающих за счет ветвления столбиков. У некоторых вариантов с перфорациями обычного размера (до 1.0 мкм) ветвление столбиков отсутствует (табл. I, *11*). У таких экзин каждый шип опирается на несколько неветвящихся столбиков.

2 — с е т ч а т о - ш и п и к о в а т а я (табл. II, *35*, *36*) — перегородки сетки несут по несколько мелких шипиков. Пыльца с такой поверхностью имеет Amethystea-тип структуры экзины (табл. I, *8*). Каждый шипик является одним из окончаний ветвящегося столбика. Все элементы скульптуры отличаются крайне мелкими размерами (диаметр основания шипиков и перфораций 0.1 мкм и менее).

К гладкосетчатым принадлежит все остальное многообразие скульптур.

1 — б у л а в о в и д н а я (табл. II, *22*) — лумины не имеют четко оформленных перегородок. Поверхность экзины образована головками близко стоящих столбиков (Lamium album-тип структуры табл. *I*, *12*), поэтому выглядит мелкобугорчатой, напоминая некоторые варианты сетчато-шипиковатой скульптуры.

2 — о д и н а р н о с е т ч а т а я (табл. II, *1—5*). Одинарная сетка образована слиянием головок столбиков (Monarda-подтип структуры, табл. I, *1*, *2*).

3 — д в а ж д ы с е т ч а т а я (табл. II, *6—18*, *23—31*). Только сетка второго порядка образована слиянием головок столбиков, перфорированное дно лакун (сетка первого порядка) столбиков под собой не имеет (Stachys-подтип структуры, табл. I, *3*).

Среди ПЗ с одинарносетчатой экзиной можно выделить 4 группы.

1. М е л к о л у м и н а р н а я (табл. II, *3*), размер лумин сравним с шириной перегородок (в пределах 1.0 мкм).

2. К р у п н о л у м и н а р н а я (табл. II, *1*, *2*), размер лумин (6.0—8.0 мкм) значительно больше ширины перегородок (0.3—0.5 мкм).

3. Я м ч а т а я (табл. II, *4*), размер лумин (0.1—0.5 мкм) значительно меньше ширины перегородок (до 2.5 мкм). Экзина последней группы может быть названа тектатно-перфоратной (Walker, Doyle, 1975), однако в сем. *Lamiaceae* может рассматриваться как вариант семитектатной (сетчатой) экзины.

4. Ш и п о в а т о - я м ч а т а я (табл. II, *5*), отличается от предыдущей группы только тем, что поверхность перегородок лумин несет редко расположенные мелкие шипы (до 0.5 мкм). Их расположение не связано со столбиками эктэкзины (эктэкзина принадлежит к Monarda-подтипу, табл. I, *2*).

Варианты дваждысетчатой скульптуры наиболее многочисленны и разнообразны, они могут быть разделены на две группы.

1. М е л к о л а к у н а р н а я (табл. II, *6—8*), с небольшим числом перфораций (от 2 до 6) в каждой лакуне, их размер сопоставим с размером лакун.

2. К р у п н о л а к у н а р н а я (табл. II, *9—18*, *23—31*), число перфораций в каждой лакуне может достигать нескольких десятков, их размер меньше или значительно меньше размера лакун.

Внутри группы дваждысетчатых крупнолакунарных скульптур выделяются подгруппы.

А — с ж а т о л а к у н а р н а я (табл. II, *9*, *10*) — очертания лакун извилистые, просвет узкий, перфорации с поверхности могут быть не видны.

Б — д в а ж д ы л а к у н а р н а я (табл. II, *19—21*) — сетки как первого, так и второго порядков образованы слиянием головок столбиков (Hemizygia-тип структуры, табл. I, *4*).

В — к р у п н о п е р ф о р и р о в а н н а я (табл. II, *11—14*) — перфорированное дно лакун хорошо выражено, число перфораций в пределах 20, все они одинакового размера.

Г — н е р а в н о п е р ф о р и р о в а н н а я (табл. II, *15—18*) — одна из перфораций каждой лакуны крупнее или значительно крупнее остальных. В предельном случае может оставаться единственная четко выраженная перфорация, почти совпадающая по размерам с лакуной. Скульптура в этом случае напоминает одинарносетчатую.

Д — м е л к о п е р ф о р и р о в а н н а я (табл. II, *23—31*) — число перфораций может превышать сотню, они значительно мельче размеров лакун. Перегородки лакун от хорошо выраженных непрерывных до прерывистых или неразличимых: а) м е л к о п е р ф о р и р о в а н н а я (табл. II, *23—26*) — число перфораций достигает ста и более, перегородки лакун хорошо выражены; б) г р е б е н ч а т а я (табл. II, *27*, *30*, *31*) — перегородки сетки второго порядка прерывистые, не образуют замкнутых лакун. В предельном варианте ширина гребней может быть равна их длине, тогда скульптура напоминает бородавчатую или близкую к шиповатой; в) б е з л а к у н а р н а я (табл. II, *28*, *29*) — перегородки лакун незначительной высоты или выражены крайне слабо. В предельном варианте перегородки второй сетки отсутствуют полностью, скульптура выглядит как одинарносетчатая, но с очень мелкими перфорациями — до 0.1 мкм (обычный размер лумин одинарносетчатой скульптуры до 0.5 мкм). В этом случае столбики эктэкзины ветвящиеся (табл. I, *7*).

На схематических изображениях морфологического ряда (рис. 1, *1—5*) показано распределение описанных вариантов скульптуры эктэкзины в систематических группах семейства ранга подсемейств, триб, подтриб. Каждой из этих групп соответствует определенный отрезок ряда, показанный введенными обозначениями.

Подсем. *Prostantheroideae* (рис. 1, *1а*). Эктэкзина всегда имеет неветвящиеся столбики (Monarda-подтип структуры) и скульптуру от мелколуминарной одинарносетчатой до шиповатоямчатой (роды *Hemiandra* R. Br., *Westringia* Smith, *Prostanthera* Labill., *Wrixonia* F. Muell).

Подсем. *Ajugoideae* (рис. 1, *1б*). ПЗ с двумя типами экзины: шиповатосетчатая с ветвящимися столбиками Amethystea-типа и дваждысетчатая сжатолакунарная с простыми столбиками Stachys-подтипа.

Подсем. *Scutellarioideae* (рис. 1, *1в*). Эктэкзина дваждысетчатая крупнолакунарная или дваждысетчатая неравноперфорированная, столбики неветвящиеся (Stachys-подтип структуры).

Подсем. *Stachyoideae* (рис. 1, *2а—д*). ПЗ с тремя типами эктэкзины: эктэкзина со Stachys-типом структуры и скульптурой от одинарносетчатой мелколуминарной до дваждысетчатой сжатолакунарной, крупнолакунарной и неравноперфорированной (у бо́льшего числа родов подсемейства); эктэкзина с ветвящимися столбиками Amethystea-типа и сетчато-шипиковатой скульптурой (роды *Bostrichanthera* Benth. и *Gomphostemma* Wall); эктэкзина, образованная стерженьковоподобными столбиками Lamium album-типа и булавовидной скульптурой. Последний тип эктэкзины встречается только в роде *Lamium* L. у видов секции *Lamiotypus* Dumort., в том числе и у *L. album* L. Неожиданное исключение составили растения, происходящие из Киргизии, определенные как *L. album* или *L. turcestanicum* Kuprian. и имеющие пыльцу с хорошо выраженной дваждысетчатой крупнолакунарной скульптурой.

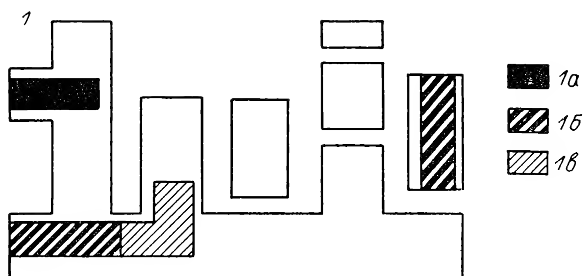
Подсем. *Saturejoideae*. Группа *А* (рис. 1, *3а—д*). ПЗ представителей всех триб и подтриб этой группы, имея общий тип структуры (Stachys-тип), по признакам скульптуры могут быть разделены следующим образом.

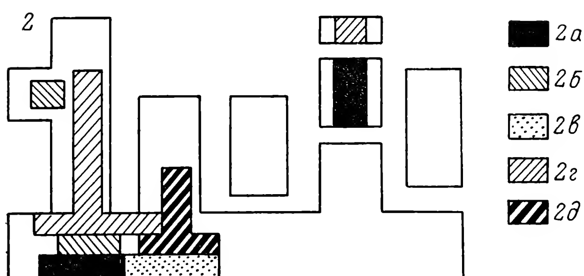
1. ПЗ с безлакунарной и гребенчатой скульптурой — подтриба *Perillinae*.
2. ПЗ с ярко выраженной дваждысетчатой крупноперфорированной скульптурой — трибы *Nepeteae*, *Prunelleae* и подтриба *Hyssopinae* (в трибе *Nepeteae* изредка встречается мелколакунарная скульптура у родов *Gontscharovia* Boriss., *Glechoma* L. и неравноперфорированная у родов *Dracocephalum* L., *Lallemantia* Fisch. et Mey.).
3. Во всех остальных трибах и подтрибах встречаются ПЗ только с одинарносетчатой мелколуминарной и дваждысетчатой мелколакунарной скульптурой.

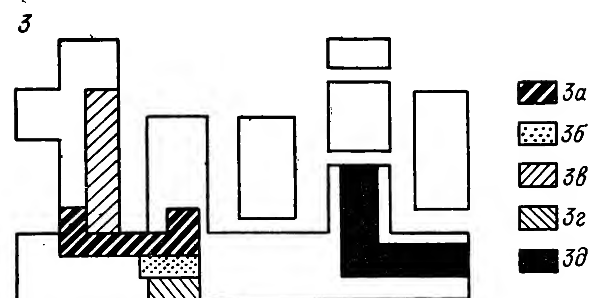
Таким образом, признаки скульптуры ПЗ могут служить достаточно надежными диагностическими признаками для триб и подтриб этой группы.

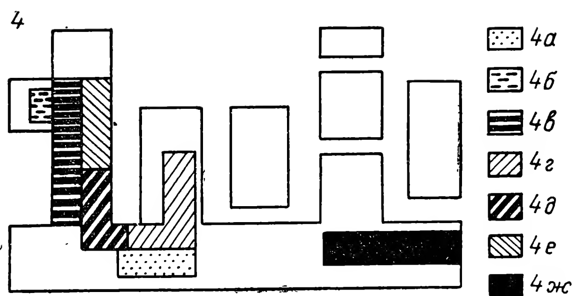
Особый интерес представляет род *Hyssopus*, выделяемый в отдельную подтрибу трибы *Saturejeae*. ПЗ этого рода по всем признакам практически неотличимы от типичных для трибы *Nepeteae* и имеют мало общего с ПЗ трибы *Saturejeae*. О необходимости сближения рода *Hyssopus* с трибой *Nepeteae* свидетельствует сходство в общей морфологии цветка (число жилок чашечки, строения диска гинецея при зрелых плодах), анатомические признаки околоплодника (Билимович, 1935), биохимические данные (Буданцев, Шаварда, 1986).

Подсем. *Saturejoideae*. Группа *В* (рис. 1, *4а—ж*). Группа, вероятно, систематически неоднородна и нуждается в пересмотре. Однако многообразие признаков эктэкзины исчерпывается теми же вариантами одинарно- и дваждысетчатой экзины Stachys-типа, что и в предыдущей группе этого подсемейства. Интерес представляет скульптура ПЗ трибы *Elsholtzieae*. Эти триба и подтриба *Perillinae* из группы *А* — единственные два таксона среди яснотковых, в которых встречаются безлакунарные варианты дваждысетчатой экзины.


1
1а
1б
1в


2
2а
2б
2в
2г
2д


3
3а
3б
3в
3г
3д


4
4а
4б
4в
4г
4д
4е
4ж

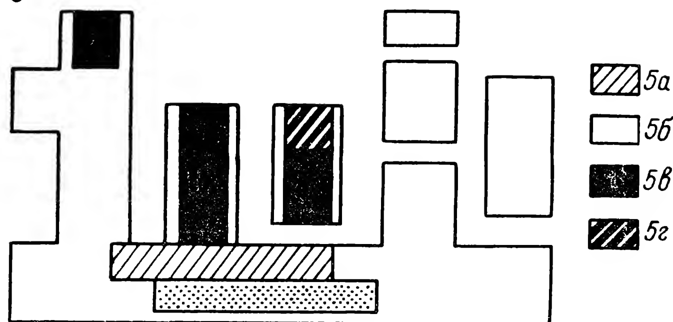


Рис. 1. Схематическое изображение морфологического ряда вариантов скульптуры ПЗ сем. *Lamiaceae*. Условными знаками показаны варианты скульптуры, встречающиеся в систематических группах семейства ранга подсемейства, трибы, подтрибы (в скобках указаны номера микрофотографий на табл. II, соответствующие этим обозначениям).

1: *1а* — подсем. *Prostantheroideae* (*3—5*), *1б* — подсем. *Ajugoideae* (*9—11*, *32—34*), *1в* — подсем. *Scutellarioideae* (*12—18*). *2* — подсем. *Stachyoideae*: *2а* — триба *Prasieae* (*10—12*, *35*, *36*), *2б* — триба *Marrubieae* (*4*, *11*, *12*); триба *Stachydeae*: *2в* — подтриба *Melittinae* (*13*, *14*, *23*), *2г* — подтриба *Laminae* (*3*, *6—8*, *10—13*, *22*); *2д* — триба *Pogostemoneae* (*13—18*, *23*). *3* — подсем. *Saturejoideae*, группа *A*: *3а* — триба *Nepeteae* (*8*, *11—15*), *3б* — триба *Prunellieae* (*13*, *14*), *3в* — трибы *Glechoneae* и *Saturejeae* (подтрибы *Melissinae*, *Thyminae*, *Mentinae*) (*3*, *6—8*), *3г* — подтриба *Hyssopinae* (*13*, *14*), *3д* — подтриба *Perillinae* (*27—29*, *30*, *31*). *4* — подсем. *Saturejoideae*, группа *B*: *4а* — триба *Rosmarieae* (*13*, *14*), *4б* — триба *Lavanduleae* (*4*), *4в* — трибы *Hormineae* и *Monardeae* (*3*, *6—8*), *4г* — триба *Salvieae* (*13—16*), *4д* — триба *Meriandreae* (*7*, *8*, *11*, *12*), *4е* — триба *Lepechinieae* (*3*, *6*, *7*), *4ж* — триба *Elsholtzieae* (*27—29*). *5* — подсем. *Saturejoideae*, группа *C*, триба *Ocimeae*: *5а* — подтриба *Hyptidinae* (*12—14*, *23—25*), *5б* — подтриба *Pleatrantinae* (*13*, *14*, *23—26*), *5в* — подтриба *Moschosminae* (*1*, *2*, *15—20*); *5г* — подсем. *Catopherioideae* (*21*).

Подсем. *Saturejoideae*. Группа *C* (рис. 1, *5а—в*). Варианты скульптуры ПЗ этой группы хотя и встречаются в других таксонах семейства, однако отличаются значительным своеобразием и крайней выраженностью всех форм. Поэтому, как и в случае группы *A* этого подсемейства, признаки эктэкзины могут использоваться как диагностические. Для группы характерны 5 типов скульптуры: 1) одинарносетчатая крупнолуминарная (род *Otrosiphon* Benth.); 2) дваждылакунарная (роды *Hemizygia* Briq., *Syncolostemon* E. Mey.); 3) дваждысетчатая мелкоперфорированная (роды *Eriope* Humb., *Ocimum* L., *Morsypianthus* Mart. ex Benth. и все роды подтрибы *Plectranthinae*, за исключением *Plectranthus* L'Herit. и *Hoslundia* Vahl.); 4) дваждысетчатая неравноперфорированная (все роды подтрибы *Moschosminae*, за исключением *Ortosiphon*, *Ocimum*, *Hemizygia*); 5) дваждысетчатая крупноперфорированная (роды *Hyptis*, *Plectranthus*, *Peltodon* Pohl., *Aeolanthus* Mart.). Из перечисленных типов скульптуры только первые три абсолютно специфичны для этой группы. Менее выраженные варианты четвертого типа встречаются также в подсем. *Scutellarioideae*, трибах *Nepeteae*, *Salvieae*, *Pogostemineae*. Пятый тип скульптуры наиболее обычен в семействе, не встречается только в подсемействах *Ajugoideae* и *Prostantheroideae*.

Подсем. *Catopherioideae* (рис. 1, *5г*). У ПЗ *Catopheria spicata* Benth., обычно имеющих дваждылакунарную скульптуру, встречается вариант с отсутствующей сеткой первого порядка. В этом случае скульптура приобретает вид одинарносетчатой крупнолуминарной (табл. II, *21*).

Обсуждение

Несмотря на многообразие вариантов строения, эктэкзина может рассматриваться как единое самостоятельно эволюционирующее структурное целое по своему онтогенезу, морфологии (Suares-Cervera, Seoane-Camba, 1986), химизму (Southworth, 1974). Поэтому признаки ее строения могут анализироваться в достаточной мере независимо в системе признаков слоев пыльцевой оболочки.

Для обсуждения филогенетического и систематического значения этой структуры центральным представляется вопрос о причинах возникновения многообразия ее форм — положение о дивергенции как механизме выработки адаптивных признаков под действием естественного отбора (Дарвин, 1939).

Положение о принципиальной тождественности причин видообразования и образования надвидовых таксонов (Дарвин, 1939; Тимофеев-Ресовский, 1965; Шмальгаузен, 1969) означает, что многообразие признаков любого таксономического ранга должно быть объяснимо с точки зрения триединого принципа «естественный отбор—дивергенция—адаптация». Иными словами, признаки, причиной возникновения которых является адаптация к условиям окружающей среды (т. е. те из них, которые находятся под давлением естественного отбора): 1) должны быть дискретны (в силу дивергенции); 2) многообразие их должно быть случайно; 3) их распределение должно быть по форме дивергентно, т. е. для таких признаков всегда можно указать исходные формы, следовательно, существуют единственно правильная последовательность расположения их вариантов и единственно возможное направление движения в этой последовательности (от первичной формы ко вторичной). Таким образом, для анализа полученных данных существенны три особенности морфологического ряда вариантов строения эктэкзины: 1) элементы данного многообразия (варианты скульптуры ПЗ) могут быть расположены таким образом, что получаемая при этом последовательность (ряд) непрерывна, т. е. существуют переходные формы между всеми (или почти всеми) крайними вариантами; 2) в последовательности отсутствует предпочтительное направление движения, ряд может «читаться» как слева направо, так и справа налево; 3) распределение признаков строения эктэкзины в рассматриваемом ряду обнаруживает их закономерный характер.

Непрерывность ряда, существование всех переходных признаков строения эктэкзины у современных представителей яснотковых могут означать, что в ходе исторического развития этой группы выпадения (вымирания) каких-либо вариантов строения эктэкзины не происходило. Это положение имеет два следствия: 1) сохранение л ю б ы х форм признака означает, что этот признак, вероятно, не находится под давлением естественного отбора и безразличен для выживания, т. е. неадаптивен; 2) сохранение в с е х форм означает, что их многообразие не могло сложиться в процессе дивергенции, а механизм появления этого многообразия существенно иной, нежели расхождение признаков за счет вымирания промежуточных форм.

Таким образом, непрерывность последовательности вариантов строения эктэкзины позволяет говорить о неадаптивном характере признаков этой структуры в сем. *Lamiaceae* и утверждать, что данное многообразие не могло появиться под действием какой-либо формы естественного отбора.

Кроме того, непрерывность последовательности вариантов скульптуры пыльцы означает, что выделение каких-либо типов эктэкзины, любой способ их классификации условны, а выделяемые при этом типы фиктивны.

Сравнение различных вариантов строения эктэкзины, характер распределения этих вариантов в систематических группах семейства не дают оснований уверенно выделять какой-либо из типов (один или несколько) как исходный, что не позволяет считать какое-либо из направлений движения по ряду более предпочтительным. Это означает, что, несмотря на дихотомичность фигуры на табл. II, распределение многообразия не подчиняется дивергентной схеме, следовательно, не может считаться картиной дивергенции признака, т. е. генеалогией его вариантов. Поэтому было бы неверно искать в обсуждаемых данных возможный выход к филогении группы.

Вывод о недивергентном принципе распределения данного многообразия согласуется с положением о неадаптивном характере рассматриваемых признаков. Этот вывод, однако, не противоречит положению, высказанному еще Ч. Дарвином (1939), об особой ценности для филогенетических заключений

именно неадаптивных признаков, т. е. очевидно, что оно справедливо только для консервативных признаков. Признаки же эктэкзины (в силу их значительного разнообразия) для сем. *Lamiaceae* консервативными, вероятно, назвать нельзя.

Отсутствие филогенетического содержания рассматриваемых признаков не означает невозможности их использования как систематических (диагностических), т. е. в рутинной операции различения (классификации), не обязывающей к однозначности заключений. Полученные данные не противоречат принятым в системе Wunderlich делениям внутри подсемейств (кроме положения рода *Hyssopus* Briq.), в некоторых случаях, перечисленных выше, достаточно хорошо подтверждая их. Однако многочисленные случаи параллелизма признаков в различных группах значительно снижают диагностическую ценность признаков пыльцы и достоверность основанных на них систематических заключений (достаточно высокой она остается на уровне групп ранга трибы и подтрибы).

Теория естественного отбора описывает появление новых признаков как случайное и ненаправленное изменение. В случае же признаков строения эктэкзины в сем. *Lamiaceae* сама возможность упорядочивания их многообразия (что было бы невозможно с принципиально случайным набором) свидетельствует о закономерном характере этих признаков, следовательно, и о нестохастичности причин их возникновения. Изучение признаков внутреннего строения эктэкзины показало, что варианты ее структуры также могут быть сведены в единую последовательность, подчиняющуюся той же закономерности, что и многообразие вариантов скульптуры. Схематическое изображение этой последовательности (рис. 2), проиллюстрированное микрофотографиями сколов и поверхности пыльцевых оболочек (табл. I), демонстрирует параллельность изменения признаков структуры и скульптуры эктэкзины в рассматриваемом ряду (табл. II). При этом обнаруживаются следующие зависимости (для удобства ряды на рис. 2 и табл. II рассматриваются слева направо, хотя возможен и обратный ход): 1) с увеличением площади поверхности дваждысетчатой экзины, образованной за счет сетки первого порядка, ее перегородки приобретают «опору» на самостоятельные столбики, как и перегородки сетки второго порядка (например, у экзины с гребенчатой, безлакунарной или дваждысетчатой скульптурой, рис. 2, *д*, *е*; табл. I, *4—6*). Идущее параллельно исчезновение стенок лакун (перегородок сетки второго порядка) приводит к тому, что безлакунарные варианты дваждысетчатой экзины (табл. I, *6*) приобретают строение, неотличимое от строения одинарносетчатой экзины (табл. I, *1*). Таким образом, в рассматриваемом семействе существуют по крайней мере две группы одинарносетчатых экзин, морфологически малоразличимых, но, вероятно, негомологичных; 2) уменьшение размера перфораций, идущее в ряду параллельно с увеличением площади, занимаемой сеткой первого порядка, и исчезновением перегородок сетки второго порядка, после определенного предела достигается не за счет сближения столбиков эктэкзины, а за счет их ветвления в верхней части и появления верхнего слоя более тонких и плотно упакованных столбиков (табл. I, *7—10*). Это приводит к тому, что аналогичная структура возникает у экзин с сетчато-шиповатой, сетчато-шипиковатой скульптурой и у крайних вариантов безлакунарной скульптуры в совершенно разных систематических группах. В случае же если сетчато-шиповатая экзина имеет перфорации большего размера, ветвление столбиков отсутствует (табл. I, *11*); 3) строение надпокровных элементов (шипов) не обнаруживает связи и со строением столбикового слоя. Шипы встречаются у эктэкзин с различной структурой (табл. I, *2*, *9*, *10*) в отличие от шипиков, каждый из которых является окончанием ветвящегося столбика (табл. I, *8*).

Существованием этих закономерностей, вероятно, могут объясняться некоторые неожиданные отклонения в строении экзины, обнаруженные в несколь-

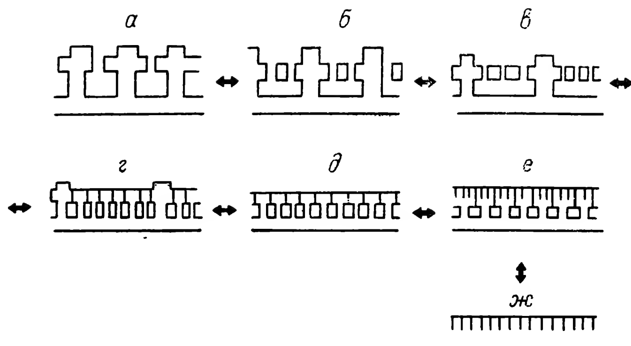


Рис. 2. Варианты структуры эктэкзины пыльцевых зерен сем. *Lamiaceae*.

а — Monarda-подтип; *б*, *в* — Stachys-подтип; *г*, *д* — Hemizygia-подтип; *е* — Amethystea-тип; *ж* — Lamium album-тип.

ких систематических группах сем. *Lamiaceae*. Так, например, в трибе *Elsholtzieae* у двух видов рода *Elsholtzia* Willd. была обнаружена пыльца с одинаковым типом скульптуры — безлакунарной, но совершенно различной структурой. При этом у одного из них (*E. alopecurioides* Léveille et Vaniot, табл. II, *6*) пыльца имеет поверхность с перфорациями среднего размера, перегородки которых образованы слиянием головок простых неветвящихся столбиков (вариант структуры, обычный для всего подсем. *Saturejoideae*). Пыльца же второго вида (*E. densa* Benth., табл. II, *7*) имеет поверхность с перфорациями крайне мелкого размера и ветвящимися столбиками (вариант строения столбиков, наиболее распространенный в подсем. *Ajugoideae*, у видов с сетчато-шиповатой экзиной, для большинства вариантов которой характерны очень мелкие перфорации). Следовательно, по признакам строения эктэкзины сходство между представителями двух подсемейств может быть гораздо большим, чем между двумя видами одного рода.

Таким образом, можно сказать, что признаки строения эктэкзины яснотковых не обнаруживают четких систематических зависимостей, их невозможно сколько-нибудь удовлетворительно классифицировать на основе систематического подхода. Многообразие и характер распределения этих признаков в систематических группах рассматриваемого семейства явно выпадают из схемы филогенетических закономерностей. Поэтому можно предположить, что при отсутствии влияния внешней среды через действие естественного отбора на организацию эктэкзины в несмазанном виде проступают некоторые закономерности, присущие самой структуре и эту организацию обеспечивающие, т. е. строение эктэкзины, вероятно, является не столько атрибутом определенной систематической группы (в пределах сем. *Lamiaceae*), сколько чертой, связанной с механическими свойствами самой эктэкзины, и более непосредственно определяется ее конструктивными особенностями.

СПИСОК ИССЛЕДОВАННЫХ ОБРАЗЦОВ, ПРИВЕДЕННЫХ НА ТАБЛИЦАХ

Таблица I

1 — *Lavandula spica* L. СССР, Крым. Никитский ботан. сад, 30 VI 1959 (LECB); *2* — *Hemiandra pungens* R. Br. var. *glabra* (Benth.) Ostenf. Australia, 11 I 1973, Burbidge 8049 (CANB); *3* — *Anisochilus carnosus* Wall. Ind. or. (terr. Canara), 1849, Hohenacker 361 (LE); *4* — *Hemizygia tuberosa* Hiern. Angola, III 1857, Welwitsch 5565 (type speciment) (BM); *5* — *Mosla japonica* Maxim. var. *hadai* (Nakai) Kitamura. Japan, 1920, Makino 51290, det. Murata (LE); *6* — *Elsholtzia alopecuroides* Léveille et Vaniot. Yunnan, 1904—1910, Maire 1012

(LE); *7 — E. densa* Benth. Afganistan, 10 IX 1965, Podlech 12282 (LE); *8 — Bostrychanthera deflexa* Benth. China, 1959, 03326 (PE); *9 — Isanthus coeruleus* Michx. (*I. brachiatus* (L.) B. S. P.). Canada, Ottawa, 23 VIII 1951, Cody 6335 (LE); *10 — Amethystea coerulea* L. СССР, Тувинская АССР, 10 VIII 1973б Тимохина, Амельянченко 1337 (LECB); *11 — Trichostema suffrutescens* Kearney. USA, Florida, 9 VIII 1965, Burch 708, det. Ward. (LE); *12 — Lamium album* L. СССР. Ленинград, 15 VII 1987, Пожидаев.

Таблица II

1 — Orthosiphon wulfenioides (Diels) Hand.-Mazz. Yunnan, V—VI 1922, Rock 5110 (LE); *2 — Bystropogon tomentosus* Benth. (*Minthostachys tomentosa* (Briq.) Epling). USA, Columbia, 21—23 XIII 1926, Killip 16067 (LE); *3 — Sphacele caluciana* Benth. USA, California, 5 VI 1930, Clokey 5044 (LE); *4 — Marrubium peregrinum* L. СССР, Воронежская обл., 20 VIII 1970, Гладкова 619 (LE); *5 — Hemiandra pungens* (табл. I, *2*); *6 — Ziziphora tenior* L. СССР, Южн. Таджикистан, 2 VI 1948, Варивцев 787 (LE); *7 — Dicerandra frutescens* Shinners. Canada, Lake Plasid, 30 IX 1961, Lakela 24713 (LE); *8 — Blephilia hirsuta* Benth. USA, Aowa, 17 VII 1909, Somes 3402 (LE); *9 — Tinnea aetiopica* Kotschy et Peyr. Кения. Ботан. сад БИН АН СССР, 81906, 1981; *10 — Pseudomarrubium eremostachioides* M. Pop. СССР, Зап. Тянь-Шань, 16 VII 1936, Пятаева 519, det. Камелин (LE); *11 — Btittoniastrum micrantum* Briq. USA, New Mexico, 9 VIII 1930, Metcolte 448 (LE); *12 — Plectranthus glaucalyx* Maxim. СССР, Амур, 19 VIII 1956, Corda (LE); *13 — Cedronella mexicana* Benth. Mexica, 3 VIII 1892, Pringle 4127 (LE); *14 — Dysopylla yatabeana* Makino. Japan, 1930, Makino 37137, det. Murata (LE); *15 — Pogostemon velatus* Benth. Philippine, 23 XI 1921. Krystofovich 254 (LE); *16 — Acrocephalus zambesiacus* Gürke. Nyasaland, 1892, Buchanan 424 (LE); *17 — Nosema cochinchinensis* (Laur.) Merrill. Hainan, 11 XI 1959, Wang 2065 (LE); *18 — Geniosporum paludosum* Baker. Kenya, Kitale, 2 XI 1953, Bogdan 3810 (LE); *19 — Hemizygia tuberosa* (табл. I, *4*); *20 — Syncolostemon densiflorus* Benth. Afr. austr. 1837, Drége (LE); *21 — Catopheria spicata* Benth. Columbia, det. Epling (LE); *22 — Lamium album* (табл. I, *12*); *23 — Physostegia virginiana* Benth. USA, Missouri, 3 VII 1967, Kennet 290 (LE); *24 — Eriope latifolia* (Mart. ex Benth.) R. M. Horley. Brasilia. 16 II 1971. Irvin, Harley 32255 (LE); *25 — Coleus igmaricus* Schwinf. Abyssinia, 1 III 1892, 1122 (LE); *26 — Keiskea japonica* Mig. Japan, 29 VIII 1910, Sakyria (LE); *27 — Mesona chinensis* Benth. China, 20 X 1959, Wang 1430 (LE); *28 — Collinsonia anisata* Sims. USA, Florida, 10 X 1900, Gurtiss 6719 (LE); *29 — Elsholtzia densa* (табл. I, *7*); *30 — Mosla japonica* (табл. I, *5*); *31 — M. grosseserrata* Maxim. СССР, Владивостокский округ, 20 VIII 1926, Шишкин 443 (LE); *32 — Trichostema suffrutescens* (табл. I, *11*); *33 — Amethystea coerulea* (табл. I, *10*); *34 — Isanthus coeruleus* (табл. I, *9*); *35 — Gomphostemma philippinarum* Benth. Philippine, VII 1908. Elmer 1146 (LE); *36 — Bostrychanthera deflexa* (табл. I, *8*).

A — Hymenocrater elegans Bunge. Persia, 27 VI 1972, Riazi 5344 (LE); *B — Tetragenia hildebrandtii* Briq. Madagascar, Tananarivu, 13 VI 1880, Hildebrandt 3471 (LE); *C — Wiedemannia orientalis* Fisch. et Mey. Turcia, Ancara, 6 VI 1970, Bozakman 2903 (LE); *D — Aeolanthus abyssinicus* Hochst. Abyssinia, 24 IX 1838, 1355 (LE); *E — Morsupianthes hyptoides* Mart. (*M. chamaedris* Kuntze). Bolivia, VI 1886, Rusby 1412 (LE); *F — Alvesia rosmarinifolia* Welw. Angola, 1636 (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архангельский Д. Б. Палинологическая иконотека, ее цели и задачи // Бот. журн. 1972. Т. 67, № 5. С. 667—671. — *Билимович О. Ф.* Значение околоплодника *Labiatae* для их систематики // Тр. Воронеж. гос. ун-та. 1935. Т. 7. С. 21—84. — *Борзова И. А.* К вопросу о строе-

нии экзины у сем. Губоцветных // ДАН СССР. 1959. Т. 126, № 6. С. 1350—1352. — *Буданцев А. Л.*, *Шаварда А. Л.* Ботанико-географические особенности змееголовника узловатого (*Dracocephalum nodulosum* Rupr.) и состав его эфирного масла // Рациональное использование ресурсов Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1986. С. 90—92. — *Васильченко И. Т.* Морфология прорастания Губоцветных (сем. *Lamiaceae*) в связи с их систематикой // Флора и систематика высших растений. Сер. 1. 1947. Т. 6. С. 72—104. — *Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора // Дарвин Ч. Сочинения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 3. С. 253—667. — *Зоз И. Г.*, *Литвиненко В. И.* О расчленении семейства *Lamiaceae* Juss. на естественные группы // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 7. С. 989—997. — *Тимофеев-Ресовский Н. В.* О микро- и макрофилогении у половых перекрестноопыляющихся организмов // Радиационная цитохимия и эволюция. 1965. Вып. 44. С. 5—9. — *Шмальгаузен И. И.* Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. — *Bassett I. J.*, *Munro D. B.* Pollen morphology of the genus *Stachys* (*Labiatae*) in North America, with comparisons to some taxa from Mexico, Central and South America and Eurasia // Pollen et Spores. 1986. Vol. 28, N 3—4. P. 279—295. — *Briquet J.* *Labiatae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: W. Engelman, 1895—1897. Tl 4, Abt. 3a. S. 183—375. — *Cantino P. D.*, *Sanders R. W.* Subfamilial classification of *Labiatae* // Syst. Bot. 1986. Vol. 11, N 1. P. 163—185. — *El-Gazzar A.*, *Watson L.* A taxonomic study of *Labiatae* and related genera // New Phytol. 1970. Vol. 69, N 2. P. 451—486. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. IV. *Labiatae*, *Verbenaceae* and *Avicenniaceae* // Svensk Bot. Tidskr. 1945. Vol. 39. P. 279—285. — *Kooiman P. T.* The occurrence of iridoid glucosides in the *Labiatae* // Acta Bot. Neerl. 1972. Vol. 21, N 4. P. 417—427. — *Leitner J.* Ein Beitrag zur Kenntnis der Pollenkörner der *Labiatae* // Oesterr. Bot. Z. 1942. Bd 91, N 29. S. 29—40. — *Risch C.* Die Pollenkörner der Labiaten // Willdenowia. 1956. Bd 1. S. 617—641. — *Southworth D.* Solubility of pollen exines // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61. P. 36—44. — *Suares-Cervera M.*, *Seoane-Camba J.* Ontogénèse des grains de pollen de *Lavandula dentata* L. et évolution des cellules tapetales // Pollen et Spores. 1986. Vol. 28, N 1. P. 5—28. — *Walker J. W.*, *Doyle J. A.* The bases of angiosperm phylogeny: Palynology // Ann. Missouri Bot. Garden. 1975. Vol. 62, N 3. P. 664—723. — *Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants and ferns. Revised by H. K. Airy Shaw, 8th ed., Cambridge, Univ. Press, 1973. — *Wunderlich R.* Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, des Samenentwicklung und des reifen Samens // Oesterr. Bot. Z. 1967. Bd 114, N 4—5. S. 383—483.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 IX 1988.

SUMMARY

Ectexine may be considered as an indivisible structural unit according to its morphology, chemistry and ontogeny. The data obtained allow to estimate the morphological potential of this structure in the family *Lamiaceae*. On the basis of the study using the electron scanning microscope of pollen grains of 303 species from 153 genera of *Lamiaceae*, the nomenclature and typification of structure and sculpture variants of ectexine has been elaborated. The data of its distribution in different systematic groups of the family are given. The causes when the characteristics of ectexine may be used as a diagnostical one are especially emphasized. All variants of the ectexine architecture types are united in a single succession (morphological series). Three main characteristics of this series are analysed: the continuity of the succession (the presence of all transitional forms in series); impossibility of distinguishing of the initial type of ectexine architecture and the preferable direction of movement through the succession; the regular character of this variety. On the basis of the thesis about the discrete character of adaptive features, which appear due to natural selection in the process of divergence the conclusion is made about nonadaptive character of ectexine features in this family in view of the continuity of the series of transitional forms among all their extreme variants. Because the data obtained can not allow to distinguish the initial type of ectexine architecture, the series, in spite of its dichotomous shape, can not be regarded as reflecting the divergence of features, i. e. genealogy of its variants, and, consequently, the data under discussion have no philogenetic content. The conclusion that ectexine features cannot be controlled by natutal selection, and, consequently, the absence of any environmental influence on its historical development, suggests the reguliarity of the organization of ectexine architecture itself, which, in this case, is clearly evident.

УДК 581.526 : 581.16

И. Ф. Удра

ХАРАКТЕР, ТИПЫ И ОСНОВНЫЕ ПУТИ МИГРАЦИЙ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

I. F. UDRA. THE CHARACTER, TYPES AND MAIN WAYS OF MIGRATION OF SEED PLANTS

Дается определение терминов «расселение» и «миграция», рассматриваются причины, характер, типы и основные пути миграций растений. Обосновывается вывод, что семенные растения в основной массе мигрируют постепенно и медленно, группами особей краевых популяций вида, нередко сопряженно с другими видами. Выделяются наиболее распространенный гомоэкологический и редкий дивергентный типы миграций, а также ряд их вариантов (радиальный, секторальный, ленточный, фронтальный). Основные пути миграций проходят вдоль склонов террас речных долин и горных склонов, а также по равнинным территориям с более или менее однородными экологическими условиями (степные, пустынные, заболоченные и литоральные пространства).

Вопросы, относящиеся к особенностям миграций растений, еще недостаточно изучены и проанализированы. Некоторые исследователи (Васильев, 1961) выступают против миграций даже отдельных видов, несмотря на признание ими факта расширения ареала видами. Это вызвано неопределенностью самих понятий о расселении и миграции растений и животных. Так, В. Н. Васильев (1961 : 1600) резюмирует: «Мы различаем расселение и миграцию. Первое — неотъемлемая особенность всех живых организмов; вторая, понимаемая как расселение отдельных видов или небольших групп в несходные климатические условия или как миграция целыми флористическими комплексами, на наш взгляд, является совершенно надуманной и не соответствует действительным процессам в природе». Такая трактовка этих терминов и привела Васильева к неясности излагаемых им взглядов и к противоречивости в его выводах, что подробнее рассмотрим ниже. В последующих работах рассматриваемые термины также остались неопределенными (Толмачев, 1974; Грант, 1985). «Под расселением растений, — писал А. И. Толмачев (1974 : 51), — мы подразумеваем динамический процесс распространения видов за пределы занимаемой ими территории, т. е. расширение их географического распространения». С таким содержанием он и другие исследователи воспринимают подобный процесс как миграцию. Из-за наложения генетической информации трудно воспринимаются понятия о миграции видов у В. Гранта (1985). По нашему мнению, распространение вида за пределы своего ареала на период исследования означает миграцию или же иммиграцию (по отношению к исследуемому району). Впервые в таком смысле применил термин «миграция» E. Zimmerman (1777 — цит. по: Мензбир, 1882). Критика этого термина М. А. Мензбиром (1882) из-за его совпадения с сезонными миграциями животных, по нашему мнению, не обоснована. Важный биогеографический термин «миграция» должен быть однозначен как для растений, так и для животных. Сезонные же «миграции» некоторых животных и птиц необходимо относить к разряду сезонных перемещений (перелетов) и соответственно их называть. За процессами, протекающими в границах своих ареалов, целесообразно закрепить термин «расселение».

Рассмотрим причины и особенности миграций растений. Миграции могут быть вызваны как внешними причинами, так и внутренней перестройкой вида.

Изменения экологической обстановки в благоприятную сторону для дальнейшего расширения мест обитания побуждают вид мигрировать за пределы занимаемого им на определенный период ареала. В свою очередь такие изменения условий в каком-либо регионе нередко обусловливаются геологическими причинами (поднятием или опусканием суши, трансгрессиями или регрессиями моря и т. п.), а также саморазвитием сообществ. Миграции анемохоров усиливаются по направлению господствующих ветров во время разлета семян и опыления, что важно учитывать при выяснении особенностей взаимопроникновения близких видов. Вероятнее всего, только такими причинами можно объяснить вытеснение *Larix sibirica* Ledeb. → *L. sukaczewii* Dyl., *Picea abies* (L.) Karst. → *P. obovata* Ledeb.

Мутационные процессы, вызывая сдвиги в геноме особей какой-либо популяции вида, также инициируют миграции. Но выживание мутировавших особей, а тем более их популяционное закрепление в природе осуществляется с малой долей вероятности и в течение продолжительного времени (Майр, 1968, 1974). Видимо, более вероятны популяционные изменения в результате полиплоидии (Tischler, 1935; Бородина, 1982, и др.) и гибридизации (Попов, 1927, и др.), вследствие которых увеличиваются возможности адаптации измененных таким путем особей к иным условиям и последующего расширения территории их обитания.

Каким же образом расселяются и мигрируют растения? Возникнув в каком-либо месте, любой вид (подвид, разновидность, экотип) стремится максимально расширить территорию своего обитания путем радиального расселения. Однако свойства конкретных видов, их специфические потребности в определенных условиях и прерывистость (локальность) таких однородных условий изменяют и усложняют пути миграций, обусловливают характер и скорость расселения и миграций и в целом их ареалы. Чтобы осуществилась миграция вида, прежде всего необходимо попадание его семян или вегетативных частей (если вид размножается вегетативно) на новое место, еще не занятое этим видом. На новом месте условия должны содействовать прорастанию этих семян, выживанию всходов и их развитию вплоть до плодоносящей особи. На этом долговременном пути случаются различные противодействия экологического, физиологического и фитоценотического типа. Во-первых, это весьма сложный процесс прорастания семени, зависящий как от его доброкачественности и жизненности, так и от определенного состояния среды (температура, влажность, мощность подстилки и почвы, ее химический состав и гидрологический режим, состояние ценоза и т. п.). Во-вторых, сами всходы в ином сообществе имеют мало шансов развиться до генеративной особи из-за сильной конкуренции с другими видами и не всегда благоприятных условий. В этой связи массовость занесенных семян имеет важное значение. В-третьих, обеспечение перекрестного опыления и оплодотворения, обусловливающие жизненность семян у большинства семенных растений, становится невозможным или затруднительным при значительном отдалении авангардной особи от других массово цветущих особей вида (Удра, 1982, 1987). Единичные особи любого вида, если даже и достигнут возраста плодоношения, не в состоянии закрепиться в такой обстановке, и только биогруппы вида в состоянии удерживать занятые местообитания. Следовательно, виды приспособлены в первую очередь не к дальним расселениям, а к образованию своих популяций вблизи материнской особи, посредством которых они приобретают бо́льшую возможность выжить в конкурентной борьбе с другими представителями растительного мира. Поэтому закономерно, что каждая особь семенного растения расселяется в пределах радиуса окружности, равного расстоянию эффективного опыления и диссеминации, т. е. в ареале успешного прохождения этих процессов, обусловленных биоэкологическими свойствами конкретного вида и условиями среды (Удра, 1982, 1987; Грант, 1985). Лишь после того как рассеянные семена смогли прорасти, а самосев развиться до плодоносящих особей, первое

поколение способно дать новую волну потомства, которое опять же ограничивалось бы круговой площадью эффективного опыления и диссеминации определенного радиуса для конкретного вида растения. При этом следует учесть, что последующее обсеменение такой площади этим же поколением у многолетних растений уже не будет содействовать продвижению вида за пределы максимально возможного для него расстояния диссеминации, а только будет способствовать увеличению числа особей для закрепления вида на этой же площади, их последующему восстановлению, т. е. расселению в пределах ареала вида. Лишь обсеменение новой, ранее не занятой расселяющимся видом, территории содействует расширению его ареала, т. е. миграции. Все вышеизложенное и определяет постепенный характер миграций растений, обоснование которого заложил еще А. Декандоль (1855 — цит. по: Бекетов, 1896). Последующие исследователи (Дарвин, 1933; Бекетов, 1896; Кашкаров, Коровин, 1931; Зажурило, 1931; Вульф, 1932; Кашкаров, 1933; Коровин, 1934; Левина, 1957; Толмачев, 1962; Ильин, 1963; Дарлингтон, 1966; Удра, 1987, и др.) всесторонне обосновали этот основной вывод по характеру миграций растений. Постепенность миграции растений обусловливает популяционную структуру видов. А. Л. Тахтаджян (1957 : 1644) по этому вопросу делает следующий вывод: «Мигрируют, расселяются главным образом отдельные популяции, подвергающиеся при этом трансформации». Здесь следует уточнить, что миграции происходят путем инвазий отдельных особей из периферийных популяций с последующим эцезисом [1] этих особей в виде групп особей этой же периферийной расширяющейся популяции или же образованием новой популяции. Причем наиболее плавно и на близкие расстояния мигрируют барохорные и анемохорные виды, а на более отдаленные расстояния — зоохорные ассектаторные виды, опыляющиеся насекомыми (Удра, 1982, 1987). Процесс миграции семенных растений можно условно отразить следующим образом: авангардная группа особей периферийной популяции какого-либо вида → инвазионные особи этой же популяции → инвазионные группы особей этой же популяции → расширение границ популяции вида на новых местах, а при изоляции — образование новой популяции или экотипа.

Однако некоторые исследователи все же допускают возможность «скачкообразнодальних» миграций организмов. Такие миграции имеют мало доказательств, они часто основаны на косвенных фактах и на предположениях или же не согласуются с данными исторической геологии. Еще E. Forbes (1846 — цит. по: Мензбир, 1882) выступал против случайных далеких миграций растений. Ч. Дарвин (1933), принимая во внимание возможность осуществления «скачкообразнодальних» миграций некоторых видов за длительное время, все же считал, что флоры различных материков не могли смешиваться под влиянием таких случайных причин и оставались самобытными, какими мы их видим и в настоящее время. Случайное явление может произойти при стечении ряда благоприятных моментов, а вероятность его осуществления возрастает с увеличением продолжительности периода, в течение которого происходит повторение этого случайного явления. Результативное осуществление случайного, но редкого процесса или явления при максимально возможных параметрах настолько маловероятно, что при решении подобных вопросов реальнее исходить из более достоверных, хотя и значительно меньших исходных данных. Такие процессы подчиняются математическим законам вероятностных чисел и соответственно должны рассчитываться. Таким образом, большинство исследователей считают, что для растений и животных в основном характерны постепенные и медленные миграции. «Далекие миграции обычно кончаются гибелью вида. Мигранты, если не погибают сразу, а утверждают себя в новой области как индивид, обычно

[1] Эцезис — приживание видов на новых местах в результате исключительно природных процессов.

не могут утвердить себя как вид и не оставляют потомства. Среда отсеивает их» (Кашкаров, 1933 : 237).

Эцезис видов успешнее проходит в тех местах, где уже поселились или одновременно поселяются виды, не препятствующие произрастанию друг друга или даже содействующие этому. Сопряженные миграции для многих видов (не только растений, но и животных) при определенных биоценотических условиях проходят успешнее. Детально на этом остановился Толмачев (1962). Он считал, что в природе закрепление вида происходит лишь там, куда заносятся зачатки серии ценотически связанных видов и в их числе — наиболее мощных ценозообразователей. Последнее положение следует уточнить, так как не всегда эцезис протекает именно таким путем. В лесной и даже лесотундровой (вдоль рек) зонах первыми захватывают свободные от древесной растительности территории лиственные породы — пионеры, создающие условия для внедрения темнохвойных эдификаторов. Последние сами не в состоянии закрепиться без тех изменений биотопа, которые осуществляют пионерные виды. Эти процессы рассмотрены нами ранее (Удра, 1982). В степной зоне в авангарде сопряженных миграций лесных растений выступают кустарники — прежде всего *Amygdalus nana* L., *Caragana frutex* (L.) Koch., *Cerasus fruticosa* Pall., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt., *Prunus spinosa* L., *Rosa* sp., *Spiraea crenata* L. К ним можно добавить *Populus tremula* L., образующий так называемые «осиновые колки» на границе с лесостепью, а также *Malus sylvestris* Mill., *Pyrus communis* L., *Crataegus* sp., *Ulmus carpinifolia* Rupp. ex Suckow. Лишь после появления пионерных сообществ и создания ими особых микроклиматических условий, близких лесным ценозам, возможно дальнейшее внедрение в них более сильных конфекторов и эдификаторов.

У некоторых исследователей сопряженные миграции создают иллюзию реальности миграций ценозов, формаций и даже флор. Например, Р. Е. Левина, отмечая, что среди растений преобладает постепенный характер миграции путем внедрения отдельных видов в пограничные группировки, все же делает вывод, что «основной формой миграций является миграция целыми ценозами» (Левина, 1957 : 327—328). Здесь имеется противоречие. Как подчеркивал Толмачев, реально каждый вид расселяется сам по себе, так как «перенос его зачатков совершается независимо от переноса зачатков других видов» (Толмачев, 1962 : 40). Сопряженные миграции при длительном их прохождении и заметном изменении состава ценозов и флор создают впечатление реальности миграций ценозов и флор. Но «явления миграций (расселений) растений, обнимающие перенос их зачатков (диаспор) и натурализацию (эцезис. — *И. У.*) на подходящих для развития соответствующих видов местообитаниях, должны рассматриваться как миграции видов, хотя бы и многочисленных, но не как миграции флор» (Толмачев, 1962 : 45). Причем если учитывать, что при далеких миграциях виды постепенно трансформируются, нередко превращаясь в новые, то понятие о миграциях ценозов и флор весьма условно. «Происходящий в действительности процесс представляет переформирование флоры, образование нового флористического комплекса на основе пережитков ранее существовавшей флоры в соединении с новыми, „пришлыми“ элементами» (Толмачев, 1962 : 45). Так, замену в Европе «полтавской» флоры «тургайской» в течение эоцен—миоцена только условно можно относить к миграциям флор. При этом реально мигрировали только виды, но от интенсивности их перемещений, причем сопряженных (но не одновременных), создается впечатление о миграции флоры. Например, на Дальнем Востоке относительно недавно внедрился и еще продолжает мигрировать к северу такой эдификатор. как *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. (Удра, 1975). Вместе с ним расселяется ряд его спутников или ценотически верных видов. При этом не наблюдается смены целой флоры, хотя ее состав несколько изменяется. Но такой процесс не следует относить к миграции формации или флоры. Видимо, в историческом аспекте подобный процесс можно восприни-

мать как миграцию формации лишь условно. Фактически мы наблюдаем проникновение групп особей кедра корейского, их эцезис, дальнейшее расселение и миграцию за пределы своего современного ареала. Однако при этом флора неморальных лесов, в которые чаще всего внедряется данный вид, почти не меняется. Подобным образом происходит внедрение в кленово-липово-дубовые леса Левобережной Украины мощного соэдификатора *Carpinus betulus* L. Постепенно, группами особей, он проникает в сообщества этих лесов, не нарушая существенно их флористический состав. При этом процессе изменяются лишь количественные соотношения элементов древостоя, а общий состав флоры остается почти неизмененным, лишь с добавлением самого граба *C. betulus* L.

Таким образом, в действительности в природе не происходят миграции ценозов, сообществ и флор. Это сугубо условное и историческое восприятие сложных процессов преобразований флор с миграцией ряда соседствующих элементов из других регионов при стечении благоприятных условий для их внедрения и эцезиса в новые сообщества и элиминацией более примитивных и не приспособленных к изменяющимся условиям видов.

В этой связи представления палеопалинологов и палеогеографов о фронтальных миграциях формаций и флор за относительно короткие временны́е периоды, как правильно подчеркивает Васильев (1961), не соответствуют действительным процессам в природе или условны. Эти преобразования более сложны и часто независимы от глобальных климатических изменений, что отражено в ряде работ (Комаров, 1955; Толмачев, 1962; Дорофеев, 1963, 1964; Ильин, 1963; Удра, 1982, 1986, и др.).

Постепенные миграции растений и животных подразделяются исследователями (Кашкаров, Коровин, 1931; Коровин, 1934) на два типа: первый тип — сукцессивный, без ощутимых признаков изменений мигрирующего вида; второй тип, сопровождающийся изменением вида с географическим замещением одного экотипа другим, назван автономным. Первый тип миграций обычно проходит при занятии территории недавно возникшим видом (экотипом) или видом, еще не достигшим экологических границ своего распространения. Особенности этих основных миграций рассмотрены нами выше. Но, учитывая, что сукцессивные миграции чаще всего не приводят к сменам сообществ и происходят они по территории с более или менее однородными условиями, их следует называть гомоэкологическими (термин С. С. Хохлова (1955), примененный им к простому расселению видов в пределах ареала). Под гомоэкологическим типом миграции подразумевается расселение вида за пределы ареала на момент его исследования в места с условиями, отвечающими биоэкологии мигрирующего вида при несущественном его изменении. Такие миграции могут происходить четырьмя вариантами (радиально, секторально, ленточно и фронтально), которые определяются биоэкологией мигрирующего вида, характером существующего ареала и вновь занимаемой территории, экологической обстановки и миграционных путей.

Инициируемые видообразовательными процессами автономные миграции, против которых категорически выступал Васильев (1961), необходимо рассмотреть детальнее. Большинство исследователей (Комаров, 1908, 1940; Дарвин, 1933; Пояркова, 1933; Коровин, 1934, 1939; Спрыгин, 1936; Синская, 1939; Ильин, 1963; Майр, 1968, и др.) не только считают возможным такой путь образования видов, но и на конкретных примерах доказали их реальность. Еще Дарвин (1933 : 508) считал, что «при занятии новых территорий, при расселении в горизонтальном или вертикальном направлении или при изменении климатических и экологических условий вид, попадая в новые не сходные с прежними условия, начинает изменять свою внешнюю и внутреннюю конституцию». В. Л. Комаров (1940 : 60) также подчеркивал, что расширение ареала любого вида ведет к его дифференциации и в конечном итоге к образованию новых видов, которые в свою очередь вынуждены мигрировать, т. е. расширять об-

ласть своего обитания в соответствии с вновь приобретенными генетическими и биоэкологическими чертами. Таким образом, при миграции вид изменяется, приспосабливаясь к несколько иной обстановке, чем жили его предки, и чем дальше мигрирует вид, тем больше у него накапливается физиолого-генетических и морфологических отличий по сравнению с исходным видом. С таким положением согласны большинство исследователей. Это подтверждается генетическими и популяционными исследованиями (Майр, 1968, 1974; Семериков, Глотов, 1971; Семериков, Казанцев, 1979; Махнев, 1982; Семериков, 1986, и др.), а также практическими работами в области селекции, акклиматизации и интродукции растений. Только постепенная акклиматизация и интродукция приводит к положительному результату (Мауринь, 1957, 1959, и др.). Но при достижении экологических пределов расселения вид уже не в состоянии занимать новые территории, и миграция практически прекращается. Так происходит до тех пор, пока какая-то часть измененных особей краевой популяции вида не проникнет за этот экологический барьер и не закрепится там. После этого протекает новая волна миграции особей экотипа или нового вида, так называемая автономная миграция. Как писал Е. П. Коровин (1934 : 6), преодоление экологических преград и связанное с этим расширение ареала вида происходит «благодаря появлению в контактных экологически несходных зонах новых разновидностей», т. е. происходит «проникновение вида из одной экологической ниши в другую». Теоретически автономные миграции беспредельны, так как экологические преграды, являясь непреодолимыми для особи, не являются таковыми при миграции вида, происходящей путем его изменений в генетическом отношении и ступенчатых приспособлений к иным экологическим условиям. В природе такие миграции запечатлены в реальном существовании целого ряда близких, викарных видов, исследуя которые можно восстановить пути миграции видов любого рода. Автономные миграции, вызванные расхождением признаков старого вида и образованием нового вида, правильнее относить к дивергентному [2] типу миграций. Такие миграции в природе редки и протекают в течение геологических эпох. Вначале они проходят обычно по секторальному или ленточному варианту с последующим переходом в фронтальный. Последний присущ лишь видам с обширными ареалами, а также при глобальном изменении климата в благоприятную для мигрирующего вида сторону.

Главным направляющим фактором при миграциях растений является климат. Пути миграции определяются сочетанием климатических, эдафических условий и особенностями рельефа, а также наличием или отсутствием ряда биотических преград. Они могут быть как обширными, так и узкими, называемыми «экологическими желобами». Как отмечал Коровин (1934 : 4), «способность и размах миграций растительных организмов зависят главным образом от экологического диапазона данного организма и от непрерывности соответствующей этому диапазону экологической среды». Считается, что наиболее типичные, приближающиеся к оптимальным, условия для вида находятся в центральной или близкой к ней части его ареала, где он изредка может занимать несвойственные ему экологические ниши. С продвижением к границам своего ареала, обусловленным экстремальными условиями, вид проявляет избирательность к местопроизрастаниям. Амплитуда его экологической пластичности уменьшается, и вид приурочивается к определенным экотопам, часто становится стенотопным. Большинство видов умеренного климатического пояса избирают оптимальные по богатству и влажности местообитания. В таких местах возрастает видовая насыщенность и конкуренция, возрастает так называемый биологический барьер миграции видов. И чем большая насыщенность видов в сообществе, тем сильнее будет биотическое сопротивление инвазии и дальнейшей миграции новых видов. В этой связи территории с менее благоприятными условиями

---

[2] Дивергенция — расхождение (в данном случае — признаков вида).

и соответственно с меньшей видовой насыщенностью являются лучшими «проводниками» мигрирующих видов. В частности, вода и места с избыточным увлажнением, а также пески, солончаки и литораль как более или менее однородные среды, но специфические и бедные, с низкой насыщенностью видами обладают большой пропускной миграционной способностью. Но по таким экологическим путям мигрируют специфические виды растений — гидрофиты, псаммофиты, галофиты, ксерофиты и т. п. Для таких растений обширными пространствами для миграций являются пустыни разных типов, рассмотренных детально в работе Коровина (1939), а также литоральные морские побережья с их более однородными и почти непрерывающимися песчаными и ракушечными субстратами с определенной реакцией и морским климатом. Менее благоприятны для миграций степные пространства из-за богатства их почв.

Многие растения все же предпочитают мигрировать по более прерывистым в своем распространении, но богатым субстратам с разной увлажненностью. Наиболее благоприятны в этом отношении склоны террас речных долин, а также подножия и склоны горных систем, особенно при их широтной протяженности. На важную роль речных долин как миграционных путей исследователи давно обращали внимание (Кузнецов, 1887; Докучаев, 1889; Литвинов, 1895; Бекетов, 1896, и др.). В. В. Докучаев (1889) считал, что первоначальными «столбовыми дорогами» при заселении южных степей служили долины рек и лишь позже растительность постепенно выбиралась на водоразделы. Во всех последующих работах (Пачоский, 1910; Шенников, 1919; Клеопов, 1931, 1933, 1941; Кашкаров, Коровин, 1931; Lawrenko, 1932; Gajewski, 1937; Келлер, 1938; Лавренко, 1939; Малеев, 1948; Eilart, 1963; Гроссет, 1967; Куваев, 1970, 1976; Kopecky, 1971; Удра, 1976, и др.), в которых освещались вопросы распространения и перемещения растений внутри континентов, подчеркивалась важнейшая роль долин рек как миграционных путей не только в границах определенных зон, но и за их пределами. Некоторые исследователи (Клеопов, 1931, 1941; Кашкаров, Коровин, 1931; Кашкаров, 1933) называли долины рек «экологическими желобами», по которым могут расселяться растения различных биоэкологических свойств. Этому способствуют специфические условия речных долин с их почти непрерывными (или прерываемыми на расстояние эффективной диссеминации) однородными средами. Однако следует отметить, что данный вопрос изучен еще недостаточно. В названных работах имеются лишь общие указания на благоприятные условия в долинах рек. Только Ю. Д. Клеопов (1941) отмечал, что благодаря особым экологическим условиям по склонам, холмам и логам расчлененного приречного рельефа долины рек служат «желобами миграций» многих растений из одной геоморфологической области в другую. Эти особые условия, по его мнению, состоят в хорошем дренаже, разной инсоляции склонов в зависимости от их экспозиции, наличии известьсодержащих и других обнажений. Следует уточнить, что разные обнажения пород, периодически появляющиеся на склонах речных террас вследствие эрозионных процессов и оползней, в значительной мере содействуют миграции растений с различными экологическими требованиями. В специальной работе (Удра, 1976) выявлены и другие причины таких важных при миграции особенностей долин рек. Сохранению убежищ более теплолюбивых видов растений, их последующей миграции вдоль долин и склонов речных террас благоприятствуют прежде всего плавный температурный режим воздуха (особенно в весенне-осенний период), обусловленный воздействием водных масс, адвективными туманами испарения, что способствует постепенному снижению температуры воздуха, ослабляет первые заморозки и удлиняет вегетационный период. При миграциях к северу важное значение имеет непрерывность положительных температур в период от разверзания почек у растений до начала пожелтения у них листьев, а к югу возрастает роль влажности почв. Именно в долинах рек, в наиболее защищенных и благоприятных местах на склонах террас с выходами коренных

пород сохраняются при своем отступлении и сокращении ареала более требовательные к теплу виды, а при последующих изменениях климата в лучшую сторону они первыми начинают расселяться и мигрировать (Куваев, 1976; Удра, 1976). Как показал В. Б. Куваев (1970, 1976), арктические и арктоальпийские виды лучше проникают в более южные страны по горным тундрам с прилегающими к ним реками, озерами и болотами, что вызывается особым температурным режимом почв из-за переувлажненности.

Некоторые виды растений приурочены исключительно к долинам рек, их пойменным и прирусловым частям. Ареалы таких видов, расселяющихся вдоль рек и ручьев, названы И. К. Пачоским (1910) ленточными, они характерны для гидрохорных видов. На этом основании некоторые ботаники (Kopecky, 1971) считают возможным выделить подобные расселения в разряд линейных миграций. Сюда же включаются миграции растений вдоль дорог и тропинок, которые в основном обусловлены антропохорией. Мы считаем, что такое выделение варианта миграции не вполне обосновано, так как в действительности виды расселяются не по какой-то линии, а, скорее всего, более или менее выраженной полосой (лентой) вдоль рек, ручьев и дорог в зависимости от условий биотопа. В этой связи названный Пачоским (1910) ленточный ареал видов, по нашему мнению, может соответствовать ленточному варианту основных типов миграций растений.

Но если речные долины наиболее пригодны для гомоэкологических миграций, то горные склоны хребтов выступают важнейшими миграционными путями при дивергентных (автономных) миграциях, сопровождаемых дифференциацией видов. Большое значение им придавали сторонники дальних миграций растений и даже флор, например тургайской флоры из Восточной Азии в Европу. Для примера отметим работу А. И. Поярковой (1933), в которой рассматривается миграция видов рода *Acer*. Однако такие миграции проходили не «по горам» и тем более не ч е р е з горные хребты, а в д о л ь них, у подножия и по склонам хребтов, расположенных вдоль основного направления миграции растений.

Таким образом, необходимо отличать расселение и миграцию вида. Термин «расселение» относится к виду и обозначает его расселение (восстановление) в пределах ареала. Расширение географической области распространения вида, его расселение за пределы своего ареала на период исследования следует обозначать термином «миграция». Среди растений преобладает постепенный характер миграции видов путем инвазии отдельных особей из периферийных популяций в новые места и сообщества. Разные условные классификационные единицы сообществ вообще не следует рассматривать с позиций миграций растений, так как реально расселяются особи вида, а мигрируют особи и группы особей периферийных популяций вида. Миграцию сообществ, формаций и флор можно воспринимать только исторически и условно. Выделяется два типа миграций: наиболее распространенный гомоэкологический и редко происходящий, инициированный видообразовательными процессами дивергентный (автономный). Миграции протекают по радиальному, секторальному, ленточному и фронтальному вариантам. Основные пути миграций проходят прежде всего вдоль речных долин, склонов их террас, вдоль склонов горных хребтов и у их подножия, а также по равнинным территориям с более или менее однородными климатическими и эдафическими условиями (песчаные и аллювиальные пространства, пустыни, солончаки и степи).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бекетов А. Н. География растений. СПб., 1896. 358 с. — *Бородина Н. А.* Полиплоидия в интродукции древесных растений. М.: Наука, 1982. 176 с. — *Васильев В. Н.* О миграционных гипотезах и видообразовании // Бот. журн. 1961. Т. 46, № 11. С. 1584—1601. — *Вульф Е. В.* Введение в историческую географию растений М.: ОГИЗ—Сельхозгиз, 1932. 356 с. — *Грант В.* Проблема генетического потока в географическом масштабе // Журн.

общ. биологии. 1985. Т. 46, № 1. С. 20—31. — *Гроссет Г. Э.* Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72, № 5. С. 47—76. — *Дарвин Ч.* Происхождение видов. М.: Сельхозгиз, 1933. 568 с. — *Дарлингтон Ф.* Зоогеография: географическое распространение животных. М.: Прогресс, 1966. 518 с. — *Докучаев В. В.* Методы исследования вопроса: Были ли леса в южной степной России? СПб., 1889. 39 с. — *Дорофеев П. И.* Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1963. Вып. 4. С. 5—180. — *Дорофеев П. И.* Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1964. 45 с. — *Зажурило К. К.* К классификации орнитохорных плодов и семян // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1931. Т. 16, № 3. С. 169—189. — *Ильин М. М.* Полиплоидия, видообразование и миграция // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 4. С. 181—238. — *Кашкаров Д. Н.* Среда и сообщество. М.: Госмедиздат, 1933. 240 с. — *Кашкаров Д. Н., Коровин Е. П.* Опыт анализа экологических путей расселения флоры и фауны Средней Азии // Журн. экологии и биоценологии. 1931. Т. 1, вып. 1. С. 28—87. — *Келлер Б. А.* Главные типы и основные закономерности в растительности СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. С. 133—181. — *Клеопов Д. Д.* До історії рослинного вкриття України // Четвертинний період. 1931. Вип. 1—2. С. 123—151. — *Клеопов Ю. Д.* Рослинне вкриття південно-західної частини Донецького кряжа // Вїсник Київ. бот. саду. 1933. Вип. 15. С. 9—162. — *Клеопов Ю. Д.* Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 183—255. — *Комаров В. Л.* Введение к флорам Китая и Монголии // Тр. СПб. ботан. сада. 1908. Вып. 1—2. 388 с. — *Комаров В. Л.* Учение о виде у растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 244 с. — *Комаров Н. Ф.* Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей // Зап. ВГО СССР. Нов. серия. 1955. Т. 13. 328 с. — *Коровин Е. П.* Типы миграций в растительном мире // Тр. Среднеазиат. гос. ун-та. Сер. 8в, ботан. 1934. Вып. 16. С. 3—15. — *Коровин Е. П.* Дифференцирующая роль условий существования в эволюции растений // Растительность и среда. М.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 241—297. — *Куваев В. Б.* Пути расселения и переживания видов на примере юго-западной Якутии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, № 6. С. 57—67. — *Куваев В. Б.* Пути продвижения растений по данным их современного распространения в горах Путорана и на Нижнем Енисее // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. Вып. 3. С. 75—83. — *Кузнецов Н. И.* Природа и жители восточного склона Северного Урала // Изв. ИРГО. 1887. Т. 23, вып. 6. С. 726—749. — *Лавренко Е. М.* Вопрос о причинах безлесия степей как проблема исторической ботанической географии // АН СССР, президенту АН СССР акад. В. Л. Комарову. М.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 486—515. — *Левина Р. Е.* Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во МГУ, 1957. 358 с. — *Литвинов Д. И.* Об окской флоре в Московской губернии // Материалы к познанию фауны и флоры России. СПб., 1895. Вып. 3. С. 1—34. — *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с. — *Майр Э.* Популяция, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с. — *Малеев В. П.* Основные этапы развития растительности Средиземноморья и горных областей юга СССР (Кавказа и Крыма) в четвертичном периоде // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. 1948. Т. 25, вып. 1—2. С. 3—28. — *Мауринь А. И.* Хвойные экзоты Латвийской ССР. Рига: Изд-во АН ЛатвССР, 1957. 120 с. — *Мауринь А. И.* Лиственные экзоты Латвийской ССР. Рига: Изд-во АН ЛатвССР, 1959. 100 с. — *Махнев А. К.* Популяционная структура берез секций *Albae* и *Nanae*: Автореф. дис. . . .д-ра биол. наук. Свердловск, 1982. 49 с. — *Мензбир М. А.* Орнитологическая география европейской России // Учен. зап. Моск. ун-та. 1882. Вып. 2—3. 494 с. — *Пачоский И. К.* Основные черты развития флоры юго-западной России // Зап. Новорос. о-ва естествоиспыт. Прил. к т. 34. Херсон, 1910. 430 с. — *Попов М. Г.* Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе // Тр. по прикл. ботан., ген., сел. 1927. Т. 17, вып. 1. С. 221—278. — *Пояркова А. И.* Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer* L. // Флора и систематика высших растений. Тр. Ботан. ин-та. Сер. 1. 1933. Вып. 1. С. 225—274. — *Семериков Л. Ф.* Популяционная структура древесных растений. М.: Наука, 1986. 140 с. — *Семериков Л. Ф., Глотов Н. В.* Оценка изоляции в популяциях скального дуба (*Quercus petraea* Liebl.) // Генетика. 1971. Т. 7, № 2. С. 65—71. — *Семериков Л. Ф., Казанцев В. С.* Популяционная структура дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Поволжье и Предуралье // Экология. 1979. № 2. С. 12—21. — *Синская Е. Н.* Проблема популяций у высших растений // Успехи соврем. биологии. 1939. Т. 10, вып. 3. С. 446—470. — *Спрыгин И. И.* О некоторых лесных реликтах Приволжской возвышенности // Учен зап. Казан. ун-та, 1936. Т. 96, вып. 6. С. 67—117. — *Тахтаджян А. Л.* К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 11. С. 1635—1652. — *Толмачев А. И.* Основы учения об ареалах. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 100 с. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Удра И. Ф.* К истории распространения корейского кедра на Дальнем Востоке в голоцене // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1975. № 5. С. 95—100. — *Удра И. Ф.* О рефугиумах неморальной флоры в Приамурье // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 6. С. 880—885. — *Удра И. Ф.* Расселение древесных растений, их миграционные возможности и биогеографическая интерпретация событий четвертичного периода // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 8. С. 1047—1059. — *Удра И. Ф.* О восстановле-

нии смен растительного покрова в четвертичном периоде // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 8. С. 1043—1049. — *Удра И. Ф.* Биоэкологические закономерности расселения и миграции многолетних семенных растений // Успехи соврем. биологии. 1987. Т. 104, вып. 3 (6). С. 456—468. — *Хохлов С. С.* К вопросу о видообразовании у растений // Науч. ежегодник за 1954 г. Сарат. ун-та. 1955. С. 3—17. — *Шенников А. П.* Луга Симбирской губернии. Симбирск, 1919. Вып. 1. 201 с. — *Eilart J.* Pontiline ja pontosarmaatiline element Eestii flooras. Tartu, 1963. 265 p. — *Gajewski W.* Elementy Flory Polskiego Podolia // Planta Polonica. 1937. B. 5. 210 s. — *Kopecky K.* Der Begriff der Linienmigration der Pflanzen und seine Analyse am Beispiel des Baches Studeny und der Strasse in seinem Tal // Folia geobot. phytotaxonomia. 1971. Vol. 6, N 3. P. 303—320. — *Lawrenko E. M.* Über die Entwicklungszentren der Flora der Ucraine und des Alter des ucrainischen Endemismus // Die Quartärperiode. 1932. Bd 4. S. 27—43. — *Tischler G.* Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung Schleswig-Holsteins mit Ausblicken auf unsere Florengebiete // Botan. Jahrb. für Syst., Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1935. Bd 67, N 1. S. 1—36.

Отделение географии ИГФ АН УССР,
Киев.

Получено 11 II 1987.

SUMMARY

The terms «separation» and «migration» are defined. The causes, character, types and main ways of plant migration are considered. The conclusion about gradual and slow migration of the most parts of seed plants is substantiated. This migration is realized by groups of individuals from the marginal populations of a species and is combined frequently with the other species. The most widespread homoecological and the most uncommon divergent types of migration together with some other variations (radial, sectoral, ribbon-like and frontal) are distinguished. The main ways of migration go along slopes of terraces of river valleys and mountain slopes and also along plain territories with more or less homogenous ecological conditions (steppe, desert, bogged up and littoral territories).

УДК 581.1.036.2

М. И. Лютова, И. Е. Каменцева, Л. В. Семенова, В. Е. Шаркова

ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОЙ ТЕМПЕРАТУРНОЙ АДАПТАЦИИ НЕКОТОРЫХ КЛЕТОЧНЫХ ФУНКЦИЙ И ФЕРМЕНТОВ *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*)

M. I. LYUTOVA, I. E. KAMENTSEVA, L. V. SEMENOVA, V. E. SHARKOVA.
INVESTIGATION OF INTRASPECIFIC TEMPERATURE ADAPTATION OF SOME CELLULAR FUNCTIONS AND ENZYMES IN *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*)

У сортов яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* найдена разница в теплоустойчивости фотосинтеза и его частных реакций, отражающая различия в температурных условиях мест культивирования. Однако у исследованных сортов не выявлены межсортовые экологически обоснованные различия в каталитической активности и термостабильности одноименных ферментов независимо от их внутриклеточной локализации и участия в том или ином метаболическом процессе. Обсуждается значение полученных результатов.

Одним из способов адаптации растений к температуре является подгонка теплоустойчивости клеток и белков к температурным условиям существования видов. При изучении сотен видов растений различных таксономических групп было показано, что у видов, произрастающих в условиях теплого климата, теплоустойчивость клеток и белков выше, чем у родственных видов из более прохладных мест обитания. Эта закономерность, по мнению В. Я. Александрова (1975, 1985), отражает приспособительное значение уровня конформационной гибкости функционирующих структур клетки. Уровень конформационной гибкости макромолекул белков, нуклеиновых кислот, а также текучесть липидов важны для обеспечения активности физиологических и биохимических процессов в клетках. При пониженных температурах обитания успешное функционирование обеспечивается высоким уровнем гибкости этих структур, косвенным показателем чего является низкая теплоустойчивость. Напротив, для работы при высокой температуре необходимы более жесткие структуры, что достигается за счет большей прочности молекулярных и надмолекулярных связей. Соответственно у более теплолюбивых растений наблюдается более высокий уровень теплоустойчивости клеток и белков. Эта закономерность, проявляющаяся при внутривидовой температурной адаптации, изучена в меньшей степени. Для решения этого вопроса мы использовали сорта пшеницы, районируемые в различных климатических зонах Земли. Сравнительно несложное выращивание молодых растений пшеницы дает возможность в течение года многократно получить опытный материал. Одновременное выращивание сортов разного географического происхождения в факторостатных условиях позволяет вычленить генетически обусловленный элемент адаптации и исключить влияние реактивного изменения устойчивости.

Имеются лишь единичные работы по сопоставлению теплоустойчивости клеточных функций у сортов из разных климатических зон. Согласно полученным данным, нарушение фотосинтетического аппарата, а также интактности клеточной мембраны у сортов южного районирования происходит при более высокой температуре, чем у северных сортов (Олейникова, 1964а; Ormrod et al., 1968;

Николенко, 1980). Наиболее подробно этот вопрос исследован на двух сортах яровой мягкой пшеницы: Диамант и Эритроспермум 841. Наряду с более высокой засухоустойчивостью Эритроспермум 841 обладает и более высокой жаростойкостью. В соответствии с этим теплоустойчивость клеточных функций у растений Эритроспермум 841 выше, чем у растений Диаманта (Олейникова, 1964б; Завадская, Антропова, 1981; Фельдман и др., 1981; Лютова, 1982; Лютова, Тихонов, 1983).

Однако несколько неожиданными оказались данные, полученные при сравнении термостабильности ферментов. У сортов с различной теплолюбивостью большинство одноименных ферментов не различалось по термостабильности (Weidner, Salisbury, 1974; Фельдман и др., 1981; Renu, 1983). В каждой из этих работ исследование ограничивалось сравнением термостабильности ферментов двух сортов злаков. Для того чтобы выяснить, насколько широко распространено это явление, мы исследовали несколько сортов пшеницы, возделываемых в разных климатических зонах. Для решения вопроса о значении уровня термостабильности белков в температурной адаптации сортов растений наряду с ранее исследованными изучался ряд других ферментов, в том числе ферменты хлоропластов. У этих сортов проведено также сопоставление теплоустойчивости некоторых клеточных функций.

Материал и методика

Опыты проводили на сортах яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. различного географического происхождения (табл. 1). Для более северных сортов из Норвегии и Швеции характерен рост растений в условиях сравнительно низких температур. В Норвегии более трети пшеницы, в том числе AS II, производится севернее Полярного круга. Климат Швеции, Англии и Нидерландов благоприятен для выращивания яровых мягких пшениц, однако общая сумма температур за вегетационный период там значительно меньше, чем в южных зонах. В Италии возделывание сортов пшеницы происходит в условиях субтропического климата, в Египте средняя температура наиболее прохладного месяца равна 11 °С. В Кении и Индии растения часто испытывают перегревы в период вегетации. Использованные отечественные сорта, созданные в Поволжье (Эритроспермум 841), Зауралье (Курганская 2) и Восточной Сибири (Красноярская) во время роста и развития также подвергаются действию супероптимальной температуры.

Растения пшеницы выращивали в горшках с почвой в термостатированных камерах при температуре 20/15 °С (день/ночь), освещенности 10 000 лк с 16-часовым световым днем. Опыты проводили на растениях, достигших фазы трех листьев, используя пластинки вторых листьев, закончивших рост.

Потенциальную интенсивность фотосинтеза отделенных листьев определяли по включению ^{14}C (20 МБк на 1 л CO_2) при насыщающей концентрации CO_2, температуре 30 °С и освещенности 70 000 лк (Вознесенский и др., 1965). Интенсивность фотосинтеза выражали в мг $CO_2 \cdot г^{-1}$ сух. масс.$\cdot ч^{-1}$. Об активности реакции Хилла судили по степени восстановления дихлорфенолиндофенола (ДХФИФ) выделенными хлоропластами в 30 мМ ХЭПЭС-NaOH буфере, pH 7.5 при температуре 20 °С (Лютова, 1982). Теплоустойчивость определяли по величине остаточной активности после прогрева листьев (фотосинтез) и суспензии хлоропластов (реакция Хилла) в течение 10 мин. Листья прогревали в полиэтиленовых мешочках.

Определение послесвечения (ПС) хлорофилла в листьях, которое характеризует передачу энергии в хлорофилл-белковых комплексах фотосистемы 2, проводили по методу, описанному В. Ф. Николенко и В. Н. Савиным (1983). Для определения теплоустойчивости этой системы снимали температурную зави-

симость ПС на отрезанных листьях. Критерием теплоустойчивости служила температура максимума ПС (Александров, Джанумов, 1972).

Движение цитоплазмы наблюдали в эпидермальных клетках высечек из пластинки листа в световом микроскопе (об. 90×масл. имм., ап. 1.30, ок. 5). Мерой теплоустойчивости служила минимальная температура 5-минутного прогрева (в воде), после действия которого наблюдалось прекращение движения во всех клетках просматриваемой высечки листа.

Экстрагирование ферментов из листьев проводили при температуре 4 °С в 50 мМ трис-HCl буфере, pH 7.5, за исключением кислой фосфатазы (КФ), для экстракции которой применяли 5%-ный NaCl, pH 6.0. В опытах использовали растворимую форму ферредоксин-НАДФ-оксидоредуктазы (ФНР), ее диафоразную активность определяли по восстановлению п-нитротетразолия (Zanetti, Arosio, 1980). Активность фосфоглицераткиназы (ФГК-киназы) измеряли в присутствии гидроксиламина, АТФ и фосфоглицерата по величине оптической плотности образовавшегося комплекса (Романова, 1980). Активность малатдегидрогеназы (МДГ) измеряли по скорости окисления НАДФН в присутствии оксалацетата (Mukery, Ting, 1969). В качестве субстрата при оценке активности КФ использовали п-нитрофенилфосфат, реакцию проводили при pH 5.5 (Щербакова, 1971). Регистрацию оптической плотности проводили на спектрофотометре СФ-26.

Для определения термостабильности выделенных ферментов неочищенный экстракт в пробирках прогревали в течение 10 мин при разных температурах, быстро охлаждали в ледяной бане и измеряли ферментативную активность. При определении термостабильности ферментов in situ точную навеску листьев прогревали в полиэтиленовых мешочках в течение 30 мин при разной температуре, из прогретых листьев получали экстракт для определения активности. Контролем служила активность ферментов, экстрагированных из такой же навески непрогретых листьев. О термостабильности ферментов судили по величине остаточной активности, выраженной в процентах от контроля.

Опыты проводили в 5—10 биологических повторностях. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента, разницу между средними величинами считали значимой при $P \leqslant 0.05$.

Результаты исследования

Теплоустойчивость фотосинтеза была исследована у 7 сортов пшеницы. Максимальное межсортовое различие интенсивности фотосинтеза листьев пшеницы при температуре 30 °С (оптимальной для потенциальной интенсивности фотосинтеза этого вида) достигали 40% (80 и 116 мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$ соответственно для сортов № 2 и № 7, порядковые номера сортов по табл. 1). Закономерных различий в интенсивности фотосинтеза у сортов разного географического происхождения не наблюдалось. После прогрева листьев у сортов выявились различия в чувствительности фотосинтеза к тепловому повреждению (табл. 1, рис. 1). Положение кривых теплового подавления фотосинтеза на температурной шкале указывает, что наиболее низкая теплоустойчивость наблюдается у сортов норвежского и шведского происхождения, наиболее высокая — у сортов из Кении и Индии. Другие 3 сорта занимают промежуточное положение. Разница в температуре 50%-ного подавления фотосинтеза между сортами с крайней теплоустойчивостью составляет 2°.

Сопоставление теплоустойчивости реакции Хилла, которая отражает состояние электрон-транспортной цепи в тилакоидных мембранах хлоропластов, проведено на 14 сортах яровой пшеницы. Теплоустойчивость реакции Хилла характеризовали величиной остаточной активности после прогрева суспензии хлоропластов в течение 10 мин при температуре 38 °С. Из табл. 1 следует, что теплоустойчивость реакции Хилла, как правило, выше у сортов, которые вос-

ТАБЛИЦА 1

Теплоустойчивость физиологических показателей у сортов яровой пшеницы различного географического происхождения

Порядковый №	Номер по каталогу ВИР	Название сорта	Происхождение	Теплоустойчивость: фотосинтеза, %[1]	реакции Хилла, %[2]	после свечения, °С[3]	движения цитоплазмы, °С[4]
1	43240	NP 718	Индия	71	57	51.7	43.7
2	44697	Kenya Prover	Кения	74	54	51.7	43.3
3	43712	Giza T45	АРЕ	—	52	—	42.9
4	21967	Эритроспермум 841	Поволжье	41	49	51.6	43.4
5	57735	Aintree	Англия	—	47	—	—
6	47882	Ленинградка	Северо-запад европейской части СССР	52	46	51.7	43.5
7	44713	Dardo	Италия	42	45	—	—
8	6414	Pusa 4	Индия	—	45	—	—
9	50775	Красноярская	Восточная Сибирь	—	44	—	—
10	57704	Курганская 2	Зауралье	—	43	—	—
11	58628	Taichung 29	Нидерланды	—	38	—	—
12	52316	W. W. 16617	Швеция	—	32	—	43.2
13	25019	Диамант	»	21	20	48.2	43.0
14	44701	AS II	Норвегия	18	18	48.2	43.0

[1] Остаточная активность после 10-минутного прогрева при 41 °С.
[2] Остаточная активность после 10-минутного прогрева при 38 °С.
[3] Температура максимума послесвечения хлорофилла.
[4] Минимальная температура 5-минутного нагрева, останавливающего движение цитоплазмы.

производятся в условиях более жаркого климата. При этом межсортовые различия в теплоустойчивости реакции Хилла сходны с теми, которые были получены при определении теплоустойчивости фотосинтеза. «Средняя» группа сортов по теплоустойчивости обоих показателей достоверно отличается от сортов как южного (№ 1 и № 2), так и северного (№ 13 и № 14) происхождения ($P=0.05$). Сопоставление кривых тепловой инактивации реакции Хилла хлоропластов из листьев двух контрастных по теплоустойчивости сортов показало, что температура, приводящая к ее одинаковому снижению, различается более чем на 2° (рис. 2).

Оценку теплоустойчивости фотосинтетического аппарата проводили также по температуре максимума ПС хлорофилла в листьях. Этот показатель характеризует нарушение передачи возбужденной энергии в пигмент-белковых комплексах тилакоидной мембраны. По температуре максимума ПС два северных сорта значительно отличаются от других изученных сортов (табл. 1), у которых теплоустойчивость по этому показателю одинакова, несмотря на различия в теплоустойчивости фотосинтеза и реакции Хилла.

У 8 изученных сортов пшеницы не найдено четкой связи между теплоустойчивостью движения цитоплазмы в эпидермальных клетках листьев и теплолюбивостью сорта (табл. 1).

Для исследования температурной адаптации на уровне белков использованы 4 фермента, в том числе локализованные в хлоропластах. Степень тепловой инактивации мембранного фермента хлоропластов ФНР после прогрева экстракта не различается у всех изученных сортов (рис. 3, *А*). Такое же отсутствие различий в термостабильности получено при исследовании ФГК-киназы — фермента стромы хлоропластов (рис. 3, *Б*). Лишь для египетского сорта показано статистически значимое превышение термостабильности ФГК-киназы по сравнению с сортами из Швеции и Нидерландов, подобно тому, как это наблю-

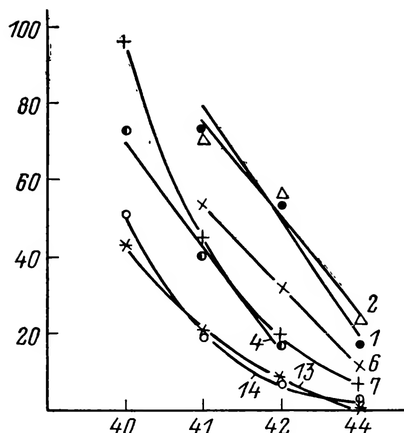


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза листьев пшеницы после 10-минутного прогрева.

По оси абсцисс — температура прогрева, °С; по оси ординат — интенсивность фотосинтеза при 30 °С, проценты от контроля. Номера символов здесь и на рис. 2, 3 соответствуют номерам сортов в табл. 1.

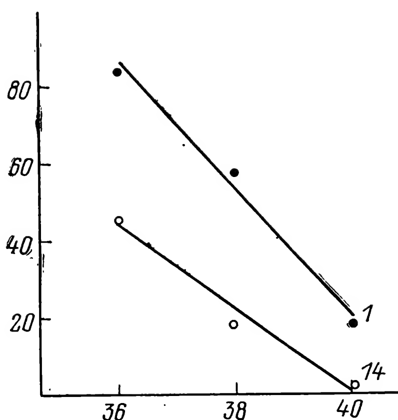


Рис. 2. Активность реакции Хилла после 10-минутного прогрева суспензии хлоропластов из листьев пшеницы.

По оси абсцисс — температура прогрева, °С; по оси ординат — активность реакции Хилла, проценты от контроля.

далось для реакции Хилла. Навряд ли этому соответствию можно придавать адаптивный смысл, так как при ином способе определения термостабильности ФГК-киназы, когда степень инактивации определяли после прогрева листьев, а не экстракта, аналогичного различия в термостабильности фермента между сортами не наблюдалось (рис. 3, *В*). Таким образом, межсортовая разница в теплоустойчивости фотосинтеза и фотохимических реакций у изученных сортов не сопровождается разницей в термостабильности фотосинтетических ферментов.

Для двух других ферментов, МДГ и КФ, локализованных в цитоплазме и некоторых клеточных органоидах (но не в хлоропластах), получены сходные результаты. Определение термостабильности этих ферментов проводили двумя способами: после прогревов экстракта и листьев. В обоих случаях зависимость инактивации МДГ от температуры предварительного прогрева у 6 изученных сортов пшеницы совпадает (рис. 3, *Г*, *Д*). Сопоставление тепловой инактивации

ТАБЛИЦА 2

Активность ферментов и содержание белка в неочищенном экстракте листьев сортов яровой пшеницы различного географического происхождения

Название и происхождение сорта	Активность фермента, Ext · $г^{-1}$ свежей массы · $мин^{-1}$				Содержание белка, мг · $г^{-1}$ свежей массы
	ФНР	ФГК-киназа	МДГ	КФ	
NP 718 (Индия)	3.9±0.4	103±9	37±4	81±3	8.4±0.4
Pusa (Индия)	—	—	—	56±15	6.7±0.7
Giza 145 (АРЕ)	—	103±9	47±4	—	6.7±0.7
Красноярская (Восточная Сибирь)	—	—	—	41±2	—
Курганская 2 (Зауралье)	3.3±0.5	108±18	42±2	—	7.7±0.7
Taichung 29 (Нидерланды)	2.6±0.3	108±5	42±3	42±4	7.7±0.4
Aintree (Англия)	4.0±0.2	—	—	—	—
W. W. 16617 (Швеция)	—	99±9	46±4	56±18	7.4±0.3
AS II (Норвегия)	5.5±0.4	108±9	48±5	100±9	8.4±0.4

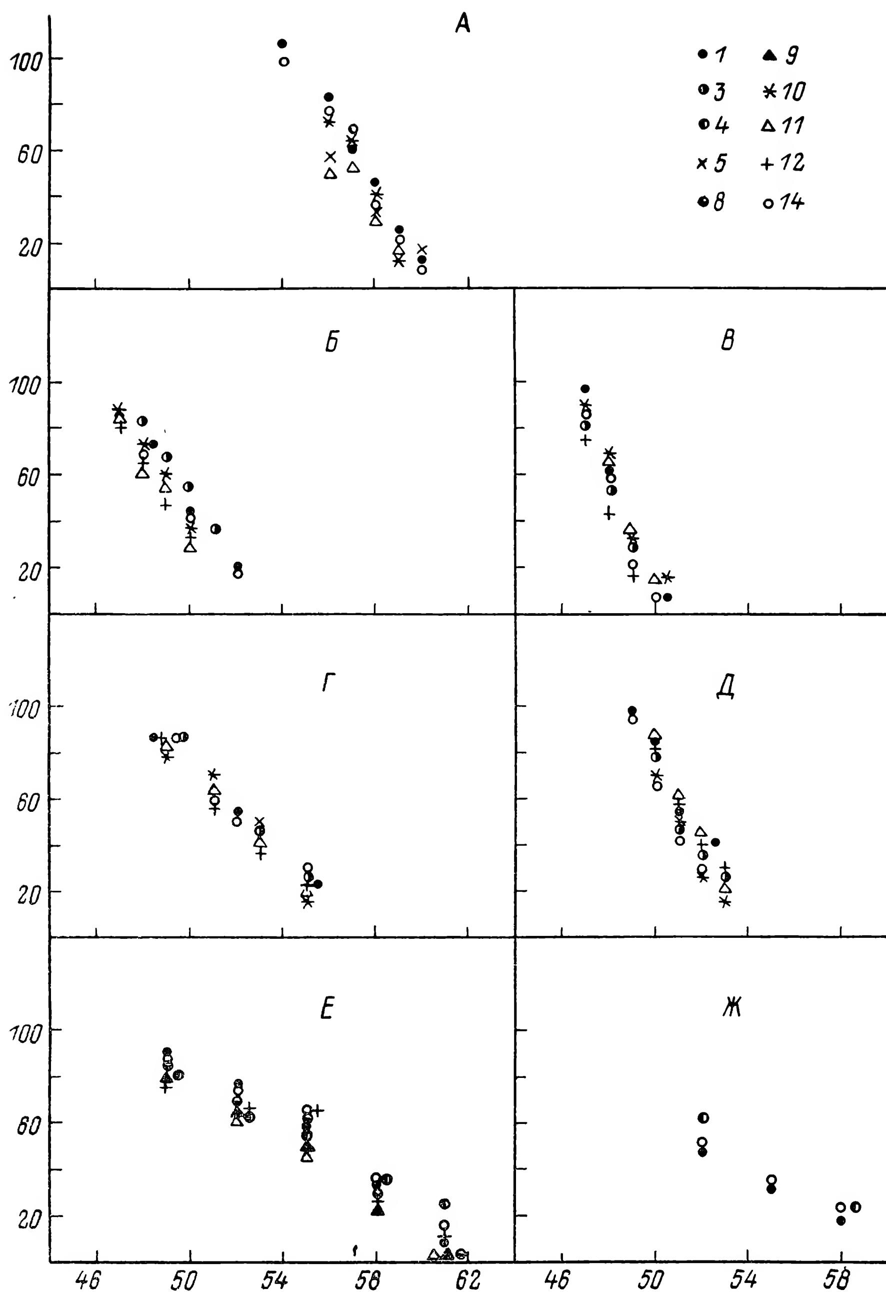


Рис. 3. Активность ферредоксин-НАДФ-редуктазы (*А*), фосфоглицераткиназы (*Б* и *В*), малатдегидрогеназы (*Г* и *Д*), кислой фосфатазы (*Е* и *Ж*) после 10-минутного прогрева экстракта (*А*, *Б*, *Г*, *Е*) и 30-минутного прогрева листьев пшеницы (*В*, *Д*, *Ж*).

По оси абсцисс — температура прогрева, °С; по оси ординат — активность ферментов, проценты от контроля.

КФ после прогрева как экстракта (рис. 3, *Е*), так и листьев (рис. 3, *Ж*) также показало, что термостабильность этого фермента у сортов различного географического происхождения не различается.

Ни у одного из изученных ферментов не удалось наблюдать закономерных межсортовых различий и при сопоставлении величин каталитической активности в контроле. Ферментативная активность ФГК-киназы и МДГ у всех сортов имеет сходные величины. Межсортовое различие в активности двух других ферментов может достигать значительной величины, однако оно не отражает разницы в теплолюбивости сортов (табл. 2). Содержание растворимого белка в экстракте у изученных сортов достоверно не различается.

Обсуждение результатов

В настоящей работе показано, что между теплоустойчивостью фотосинтеза, его мембранных реакций и температурными условиями районирования сорта наблюдалась прямая корреляция. У сортов из более теплого климата, как правило, более высокая теплоустойчивость фотосинтеза, реакции Хилла и ПС хлорофилла. Нарушение этой закономерности — высокий уровень теплоустойчивости этих показателей у сорта Ленинградка и английского сорта Aintree, возделываемых в умеренной зоне, — может быть объяснимо особенностью происхождения сортов. Так, сорт Ленинградка недавно создан на северо-западе европейской части РСФСР, но в своей родословной имеет сорта, ведущие происхождение из южных широт. Английский сорт также сравнительно новый и создан на основе скрещивания географически отдаленных форм, адаптированных к разным климатическим условиям.

При использовании в качестве критерия теплоустойчивости клеток движения цитоплазмы нам не удалось установить закономерной связи между теплоустойчивостью этой функции и теплолюбивостью сорта. Вывод о прямой корреляции между этими показателями ранее был сделан на основании сравнения в каждом случае лишь двух сортов с разной теплолюбивостью (Олейникова, Углов, 1962; Фельдман и др., 1981). При сравнении большего числа сортов пшеницы эта закономерность не наблюдается (табл. 1).

Исследование температурной адаптации сортов на биохимическом уровне не обнаружило закономерного различия в термостабильности одноименных ферментов у сортов, районируемых в разных климатических зонах. Эти факты получены также другими авторами (Weidner, Salisbury, 1974; Фельдман и др., 1981; Renu, 1983) на многих ферментах, различающихся по локализации и катализирующих различные метаболические процессы. В наших опытах у большинства сортов наблюдается совпадение термостабильности гомологичных ферментов. В тех случаях, когда разница между отдельными сортами есть, она не является экологически обоснованной, так как не отражает корреляции между термостабильностью фермента и теплолюбивостью сорта. Экологически обусловленное различие, найденное для МДГ у двух сортов яровой пшеницы в опытах Н. Л. Фельдман с соавт. (1981), не является общей закономерностью. Исследование нескольких других сортов яровой пшеницы из контрастных температурных условий не обнаружило адаптивного изменения уровня термостабильности этого фермента (рис. 3, *Г*, *Д*). В какой мере экологически обусловленное различие в теплоустойчивости пероксидазы у двух сортов томатов (Ивакин, Грушин, 1986) является закономерным, также окончательно может быть выяснено при изучении большего количества сортов этой культуры.

Уровень каталитической активности фермента также не отражает приспособления к температурным условиям культивирования сортов. Эти данные были получены нами и в некоторых других работах как в случае измерения ферментативной активности при одной температуре (Фельдман и др., 1981; Renu, 1983), так и в широком диапазоне температур (Weidner, Salisbury, 1974). Отсутствие

адаптивных различий показано также для ферментов хлоропластов при том, что изученные показатели фотосинтетического процесса обнаружили адаптивное различие в теплоустойчивости у сортов разного географического происхождения.

При сопоставлении близкородственных видов растений, различающихся по теплолюбивости, как правило, обнаруживаются адекватные различия в теплоустойчивости самых разнообразных клеточных функций и белков. Смысл этих различий объясняется значением уровня конформационной подвижности белковых макромолекул в адаптации организмов к температуре среды (Александров, 1975, 1985). Однако при сравнении различающихся по теплолюбивости рас одного и того же вида наряду с обнаружением экологически оправданных различий в теплоустойчивости ряда клеточных функций (Berry, Björkman, 1980) не выявлено соответствующих различий в термостабильности белков (Davidson, Simon, 1981). Эта разница между видами и расами, по-видимому, объясняется недостатком времени, прошедшего с начала дивергенции рас, для обеспечения соответствия структуры белков новым температурным условиям существования. Еще меньше оснований ожидать изменений структуры белковых молекул, приводящих к сдвигу их стабильности, при создании новых сортов. По-видимому, различие в теплоустойчивости клеточных функций, соответствующее температурным условиям районирования сортов, обеспечивается другими биохимическими механизмами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 330 с. — *Александров В. Я.* Реактивность клеток и белки. Л.: Наука, 1985. 317 с. — *Александров В. Я., Джанумов Д. А.* Влияние теплового повреждения и тепловой закалки на фотоиндуцированное длительное послесвечение листьев *Tradescantia fluminensis* // Цитология. 1972. Т. 14, № 6. С. 713—720. — *Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с. — *Завадская И. Г., Антропова Т. А.* Влияние обезвоживания листьев некоторых сельскохозяйственных растений на теплоустойчивость клеток и содержание хлорофилла // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 1. С. 42—51. — *Ивакин А. П., Грушин А. А.* Термостабильность пероксидазы сортов томатов, различающихся по жаростойкости // Физиология растений. 1986. Т. 33, № 2. С. 226—233. — *Лютова М. И.* Устойчивость реакции Хилла к различным повреждающим воздействиям у двух сортов пшеницы *Triticum aestivum* L. // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 4. С. 433—439. — *Лютова М. И., Тихонов А. Н.* Последействие высокой температуры на фотосинтез и процессы электронного транспорта в листьях пшеницы // Биофизика. 1983. Т. 28, № 2. С. 284—287. — *Николенко В. Ф.* Хемилюминесцентный метод отбора растений по признаку жаростойкости // Сборник трудов по агрономической физике. Л.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1980. С. 105—113. — *Николенко В. Ф., Савин В. Н.* Хемилюминесцентный метод отбора жаростойких форм растений на ранних этапах селекции // Применение физиологических методов при оценке селекционного материала и моделировании новых сортов сельскохозяйственных культур. М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1983. С. 190—194. — *Олейникова Т. В.* Влияние высоких температур и света на теплоустойчивость протоплазмы клеток растений разных сортов // Клетки и температура среды. М.; Л.: Наука, 1964а. С. 119—122. — *Олейникова Т. В.* Влияние высокой температуры и света на проницаемость протоплазмы клеток листьев яровых злаков // Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.; Л.: Наука, 1964б. С. 70—81. — *Олейникова Т. В., Углов П. Д.* Теплоустойчивость протоплазмы клеток у ряда сортов яровой пшеницы // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 3. С. 337—343. — *Романова А. К.* Биохимические методы изучения автотрофии у микроорганизмов. М.: Наука, 1980. 160 с. — *Фельдман Н. Л., Денько Е. И., Каменцева И. Е., Константинова М. Ф.* Теплоустойчивость клеточных функций и белков у двух сортов пшеницы с разной агробиологической характеристикой // Цитология. 1981. Т. 23, № 11. С. 1275—1283. — *Щербакова А. М.* Теплоустойчивость кислой фосфатазы листьев озимой пшеницы, закаленных холодом // Цитология. 1971. Т. 13, № 4. С. 484—490. — *Berry J. A., Björkman O.* Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants // Ann. Rev. Plant Physiol. 1980. Vol. 31. P. 491—543. — *Davidson D., Simon J.-P.* Thermal adaptation and acclimation of ecotypic population of *Spirodela polyrhiza* (*Lemnaceae*): thermostability and apparent activation energy of NAD malate dehydrogenase // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59, N 6. P. 1061—1068. — *Mukery S. K., Ting I. P.* Malic dehydrogenase isoenzymes in green stem tissue of *Opuntia*: isolation and characterization // Arch. Biochem. Biophys. 1969. Vol. 131, N 2. P. 336—351. — *Ormrod D. P., Hubbard W. F., Faris D.* Effect of temperature on net carbon dioxide exchange rate of twelve barley varieties //

Can. J. Plant Sci. 1968. Vol. 48, N 4. P. 363—368. — *Renu K. Ch.* Effects of temperature on the in vivo assay of nitrate reductase in some C_3 and C_4 species // Ann. Bot. 1983. Vol. 51. N 5. P. 617—620. — *Weidner M.*, *Salisbury F. B.* The temperature characteristics of ribulose-1.5-diphosphate carboxylase, nitrate reductase and pyruvate kinase from seedlings of two spring wheat varieties // Z. Pflanzenphysiol. 1974. Vol. 71, N 5. P. 398—412. — *Zanetti G.*, *Arosio P.* Solubilization from spinach thylakoids of higher molecular weight form of ferredoxin-NADP-reductase // FEBS Letters. 1980. Vol. 111, N 2. P. 373—376.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Всесоюзный научно-исследовательский
институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 17 VII 1988.

SUMMARY

Intervariety differences of photosynthesis thermostability (evaluated by the determination of ^{14}C incorporation), delayed light emission of chlorophyll in leaves and the Hill reaction in chloroplasts are observed in many varieties of spring wheat (*Triticum aestivum*). Thermostability of photosynthetic reactions was found to be higher in varieties growing in the more southern regions. However, there are no ecologically substantiated intervariety differences in catalitic activity and thermostability of the same name enzymes (ribulosebiphosphate carboxylase, phosphoglyceratekinase, malate dehydrogenase, acid phosphotase).

СООБЩЕНИЯ

УДК 561.43 (477.61/62)

Н. С. Снигиревская

PHYSOSTOMA ELEGANS (*LYGINOPTERIDALES*) В УГОЛЬНЫХ ПОЧКАХ ДОНЕЦКОГО БАССЕЙНА

N. S. SNIGIREVSKAYA. *PHYSOSTOMA ELEGANS* (*LYGINOPTERIDALES*) IN COAL BALLS OF THE DONETS BASIN

Описывается находка семени *Physostoma elegans* (порядок *Lyginopteridales*) в тесном контакте, но вне органической связи с ветвящимся черешком *Myeloxylon* sp. (порядок *Medullosales*) в угольной почке из среднего карбона Донецкого бассейна. Обсуждаются вопросы географического и стратиграфического распространения рода *Physostoma*.

Несмотря на значительный интерес отечественных исследователей к семенным папоротникам, знания об их каменноугольных представителях на территории европейской части СССР, включая Донецкий бассейн — обширную область развития заболоченных лесов с активным торфонакоплением на протяжении почти всего каменноугольного периода, остаются неполными (см., например, Новик, 1974; Фисуненко, 1979; Фисуненко, Снигиревская, 1981; Мейен, 1987). Настоящая статья посвящена описанию первой находки на территории СССР *Physostoma elegans* Williamson. Семя *P. elegans* обнаружено в угольной почке, полученной в 1913 г. от М. Д. Залесского Императорским Ботаническим музеем (ныне лаборатория Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в Ленинграде). Образец угольной почки под № 3 в коллекции № 55 (старый инвентарный номер в книге поступлений музея, указанный на этикетке, — 981), хранится в лаборатории палеоботаники БИН. На этикетке и в паспорте указано, что это «доломитовая конкреция, заключающая флору среднекаменноугольного времени из кальмиусского пласта в руднике Алексеева Горно-промышленного о-ва».

По сообщению Г. П. Маценко (Ин-т физико-органической химии АН УССР в Донецке), под названием «кальмиусский» (по имени р. Кальмиус в Южном Донбассе) могли иметься в виду 4 угольных пласта: g_2 — Кальмиус 4 (ныне называемый «Натальей»), h_1 — Кальмиус 3, h_2 — Кальмиус 2 и h_3 — Кальмиус 1. В 1913 г. эти пласты разрабатывались в руднике Алексеева в шахте Моспино (ныне Большая Моспинская шахта в Донецком р-не Донбасса). В настоящее время кальмиусские пласты разрабатываются также в Чистяковском р-не Донбасса, где именуются «ремовскими». На схематической карте (рис. 1) показано место находки *P. elegans* в Донецком бассейне.

Вопрос о точной привязке угольной почки с описанными в предлагаемой статье остатками растений к определенному угольному пласту остается открытым. Однако временной интервал, к которому относится период формирования кальмиусских пластов, залегающих на рубеже свит C_2^3 и C_2^2, совпадает с серединой башкирского века среднего карбона и соответствует верхам Lower Coal Measures Британских о-вов и верхам вестфала А в западноевропейской геохронологической шкале, с которыми коррелируется середина раннего пенсильвания США (Новик, 1974; Phillips, 1981).



Рис. 1. Схематическая карта южной части Донецкого бассейна.

Место находки *Physostoma elegans* в пос. Мос-пино обозначено звездочкой.

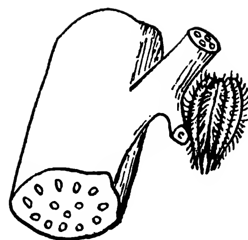


Рис. 2. Схематическая реконструкция взаимного расположения ветвящегося черешка *Myeloxylon* sp. и семени *Physostoma elegans* в угольной почке (обр. № 3/55 БИН).

Угольная почка средней величины, 8×5 см в наиболее широком месте в горизонтальной (в отношении угольного пласта) плоскости распила и 6.5 см в выс. (в вертикальной плоскости), яйцевидной формы, карбонатная (5%-ный р-р соляной кислоты бурно вскипает), со средней плотностью заполнения растительными остатками. Они довольно мелкие, сильно фрагментированные, за исключением обломков древесин, с очень хорошей сохранностью тканей. По морфологической природе и систематической принадлежности остатки растений довольно разнообразны. Среди них встречаются обломки стеблей и листья плауновидных и семенных папоротников, спорангии папоротников, дисперсные споры высших растений, споры грибов, копролиты и пр.

Семя *P. elegans*, принадлежавшее семенному папоротнику, как предполагают, из порядка *Lyginopteridales*, захоронено почти вертикально, находясь в угольной почке в тесном контакте с почти вертикально захороненным ветвящимся черешком *Myeloxylon* sp., принадлежавшим другому семенному папоротнику — медуллозе из порядка *Medullosales* (см. таблицу на вклейке, *1*). Первое впечатление — что семя находится в органической связи с черешком, однако серия срезов, сделанная в двух плоскостях, эту связь не подтверждает. Возможно, что семя зацепилось своими волосками за рахис медуллозы (см. схематическую реконструкцию их взаимоотношений в образце угольной почки на рис. 2).

В связи с тем что часть образца оказалась в области распила, у семени удалось изучить только халазальный конец. Исследование материала проводилось с помощью метода J. Walton — посредством изготовления серий тонких анатомических срезов с применением готовой триацетатной пленки, растворимой в метилен-хлориде (Снигиревская, 1984). Шлифовальные работы проводились А. Ф. Петровым (БИН), фотографии выполнены Г. И. Петровой (БИН) и Б. Т. Шапковым (ЛАФОКИ).

Диаметр листового черешка *Myeloxylon* sp. — 4 мм, рахиса 1-го порядка — 1.5 мм, рахиса 2-го порядка — 0.7 мм. Семя *P. elegans*, как у большинства лигиноптеридовых, небольшого размера — 2.2 мм в диам., не считая опушения, а в области смятия — 1.5 мм. Предполагаемая длина семени не более 4.5 мм. Семя более или менее яйцевидной формы, с округлым основанием (см. таблицу, *1д*), с хорошо выраженной ребристостью поверхности и обильным опушением (см. таблицу, *1а—г*).

Волоски эпидермального происхождения, они покрывают поверхность семени только в области ребер, что прекрасно видно на таблице, *1а*, *1б*. В ложби-

нах между ребрами волоски отсутствуют, в них кое-где просматриваются устьица (?). При ширине ребер в 0.6 мм и высоте 0.2—0.3 мм длина волосков достигает 0.4 мм. Они многоклеточные (?), округлые в поперечнике, иногда на верхушке разветвленные или головчатые — с булавовидным расширением на верхушке (таблица, *1в*, *1г*).

Под однослойной эпидермой залегают ткани наружного интегумента. В нем проходят 10 проводящих пучков (таблица, *1ж*), которым на поверхности семени соответствуют ребра. В области ребер толщина интегумента оказывается максимальной. Субэпидермальные клетки интегумента могут быть названы палисадными, так как они сильно вытянуты радиально на поперечном срезе (таблица, *1а*, *1ж*). Пучки в интегументе состоят из 3—5 узких трахеид и нескольких широких клеток флоэмы (?), расположенных кнаружи от ксилемы. Пучки интегумента радиально расходятся от пучка, входящего в основание семени и являющегося продолжением его следа (таблица, *1д*, *1е*). Ножка у семени отсутствует. Внутренняя часть интегумента сложена прозенхимными клетками с темным содержимым (таблица, *1ж*). Выше середины семени интегумент свободен и не срастается с нуцеллусом, который обычно состоит из 4—5 слоев толстостенных клеток (таблица, *1ж*, *стрелки*). В халазальном конце семени толщина нуцеллуса увеличивается до 7—8 слоев (таблица, *1ж*). Мегаспоровая мембрана почти везде спаяна с нуцеллусом. Внутри мегаспоры просматривается хорошо дифференцированная ткань мегагаметофита (таблица, *1а*, *1б*, *стрелки*), в которой наблюдаются споры грибов.

Несмотря на то что не удалось изучить верхушку семени, особенности строения покровов, число проводящих пучков в интегументе и особенно характер железистого опушения семени свидетельствуют о его бесспорной принадлежности к *P. elegans* (Williamson, 1877; Oliver, 1909; Andrews, 1963; Taylor, Millay, 1981). Как в свое время отмечал F. W. Oliver (1909), характерное для этого вида опушение позволяет среди разнообразных растительных остатков, встречающихся в угольных почках, без труда распознавать даже самые мелкие фрагменты семени *P. elegans*.

Как видно на продольном срезе через халазальный конец семени (таблица, *1д*), ножка у семени отсутствует, и, по-видимому, она оставалась после его опадения на несущем его органе, как, например, в купулах *Calathospermum scoticum* Walton (Andrews, 1963). В связи с этим представляется не вполне точной реконструкция семени *P. elegans* (рис. 3), приведенная в работе H. N. Andrews (1963).

Простая схема строения интегумента семени *P. elegans* характерна и для других видов рода *Physostoma*, в частности *P. stellatum* Holden (1954) из Coal Measures в Йоркшире и *P. calcaratum* Leisman (1964) из Middle Pennsylvanian в США. T. N. Taylor и M. A. Millay (1981 : 44), изучавшие *P. elegans* в угольных почках США, считают, что у нее выражена «саркотеста», как у других лигиноптеридовых: «у *P. elegans* клетки саркотесты радиально расположены, но кажутся более одинаковыми по величине и распространению. . . Этот сходный с палисадным поверхностный слой, состоящий, как предполагают, из слизевых клеток, возможно, содействовал улавливанию пыльцы». Однако, как отмечают авторы, никаких данных, подтверждающих это предположение о функции «саркотесты» у *P. elegans*, пока нет.

Применение термина «саркотеста» к железистому опушению, выраженному только в области ребер, представляется не вполне правомерным. Правда, как отмечал Oliver (1909), железистые волоски на поверхности могли делать семена *P. elegans* сочными. Что касается предположения о его функциональном назначении, то вполне вероятно, что выделения на поверхности железистых волосков могли играть роль аттрактантов для опылителей. Одновременно они могли иметь значение в распространении семян.

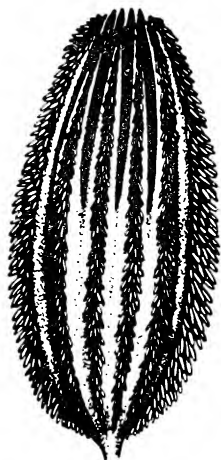


Рис. 3. Реконструкция семени *Physostoma elegans* (Andrews, 1963).

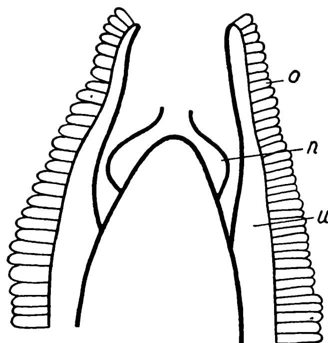


Рис. 4. Схематическая реконструкция продольного среза апикальной части семени *Physostoma elegans* с пыльцевой камерой (*п*) и поверхностным железистым опушением (*о*) интегумента (*и*) (Andrews, 1963).

Нуцеллус у *P. elegans* образовывал большую пыльцевую камеру (рис. 4) с лагеностомом и нуцеллярной колонкой, которая участвовала в улавливании пыльцы (Oliver, 1909; Taylor, Millay, 1981). Микропиле отсутствовало, так как интегумент на верхушке был рассечен на свободные сегменты, которые Oliver (1909) образно сравнивал со щупальцами каракатицы. *P. elegans* демонстрирует одну из ранних стадий в эволюции интегумента в направлении постепенного слияния сегментов и образования настоящего микропиле. Andrews (1963) рассматривает *P. elegans* как промежуточное звено между *Salpingostoma dasu* Gordon и *Eurystoma angulare* Long.

Отсутствие сальпинкса у *P. elegans*, по мнению G. Leisman (1964), является результатом несовершенной сохранности семян в ископаемом состоянии. На основании находки сальпинкса у описанной им *P. calcaratum* Leisman считает, что он должен быть и у других видов рода.

Хотя тесная близость *P. elegans* и *Myeloxylon* sp. кажется, скорее, случайной, тем не менее она должна быть принята во внимание, поскольку точная систематическая принадлежность рода *Physostoma* до сих пор неизвестна. Ее семена не были найдены в органической связи с какими-либо вегетативными остатками. Отнесение к лигиноптеридовым основано на традиционных представлениях о структуре их семян, общая схема организации которых выдержана у рода *Physostoma*.

Находка *P. elegans* в среднекарбоновой флоре Донецкого бассейна является первой регистрацией рода *Physostoma* на евразиатском континенте (рис. 5, *1*). Она подтверждает высказанное Leisman (1964) предположение о широком географическом распространении рода. К настоящему времени он отмечен в нижней части угленосной свиты Британских о-вов (*P. elegans*, *P. kidstonii*, *P. stellatum*), среднем пенсильвании США (*P. calcaratum*), раннем пенсильвании Канады (*P. winchellii* Arnold, 1948), а также башкирском ярусе Донецкого бассейна (*P. elegans*, описанная в настоящей статье).

Нанесение столь удаленных на современной географической карте (рис. 5) находок на схематическую карту (рис. 6) палеоконтинентов карбона (на мобилистской основе, Smith et al., 1981) показывает, что распространение семенных папоротников с семенами типа *Physostoma* было приурочено к тропической дождевой зоне Лавразии (Phillips, 1981) и является одним из наглядных

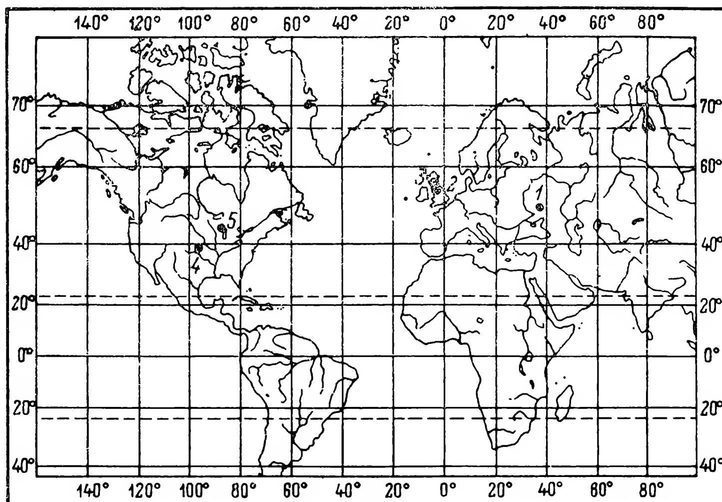


Рис. 5. Находки рода *Physostoma* на современной контурной карте.

1 — *P. elegans* (СССР, Донецкий бассейн), *2*, *3* — *P. elegans*, *P. kidstonii* и *P. stellatum* (Британские о-ва), *4* — *P. calcaratum* (США, Канзас), *5* — *P. winchellii* (Мичиган).

примеров достоверности палеогеографических реконструкций, выполненных на основании палеомагнитных данных.

Интересны данные сопоставления *P. elegans* с находками семян, описанных в Донбассе по отпечаткам и мумификациям. Семена птеридоспермов известны в отложениях башкирского яруса довольно широко. На территории Донецкой обл. наиболее близкими по размерам и морфологии следует назвать *Hexagonocarpus minutus* Novik (Новик, 1951). Для этого вида Е. О. Новик (1974) указывала интервал вертикального распространения от известняка H_8 в свите C_1^5 до угольного пласта h_6^1 в свите C_2^3, т. е. на рубеже нижнего и среднего карбона. Находка *P. elegans* вполне укладывается в этот интервал. Для *H. minutus* Новик (1951 : 40) привела следующий диагноз: «Семя веретенообразное, маленькое, — (ниже в описании даны размеры — дл. 4.5 мм и шир. 2 мм), — с тупыми верхушкой и основанием, с двумя продольными ребрами и тремя межреберными пространствами, ребра покрыты слабозаметными пережимами». Таким образом, у семени было по крайней мере 6 ребер, что определило его отнесение к роду *Hexagonocarpus* и согласуется с возможным числом ребер у рода *Physostoma*. Местонахождение *H. minutus* в кровле угольного пласта h_6 в Буденновке Мушкетовско-Моспинского р-на (Новик, 1951), близкой к Моспино, откуда происходит угольная почка с семенем *P. elegans*, в значительной мере повышает вероятность тождества двух родов. В свое время Новик (1951 : 40) сделала предположение: «Не исключена возможность, что мелкие сжатые семена *Hexagonocarpus* . . . принадлежали к птеридоспермам рода *Lyginopteris*». Интервалы стратиграфического распространения в Донбассе родов *Lyginopteris* и *Hexagonocarpus* почти совпадают (Новик, 1974): отпечатки листьев первого встречаются от известняка B_{12} (свита C_1^4) до угольного пласта h_2 (свита C_2^3), второго — от известняка B_8 (свита C_1^4) до угольного пласта h_6^1 (свита C_2^3).

Находка *P. elegans* на рубеже свит C_2^2—C_2^3 вполне соответствует этим интервалам, отмеченным Новик (1974), и дает в руки исследователей дополнительный материал по лигиноптеридовым для стратиграфического и географического сопоставлений карбоновой флоры и угленосных отложений Донбасса, угольных бассейнов Британских о-вов, Западной Европы и Северной Америки. Находка *P. elegans* в Донбассе стратиграфически одновозрастна (вестфал А) с находками

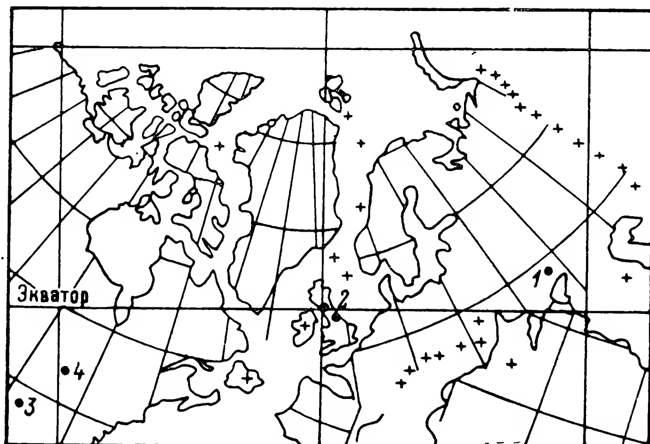


Рис. 6. Распространение *Physostoma* в среднем карбоне (Smith et al., 1981, модифицированно).

1 — *P. elegans* (Донецкий бассейн), *2* — *P. elegans*, *P. nindstonii* и *P. stellatum* (Британские о-ва), *3* — *P. calcaratum* (Канзас), *4* — *P. winchellii* (Мичиган).

P. elegans, *P. kidstonii* и *P. stellatum* в Lower Coal Measures Британских о-вов, но значительно древнее находки *P. calcaratum* в США из Middle Pennsylvanian (нижней половины серии Des Moines), соответствующего, по Phillips (1981), вестфалу D в Западной Европе и нижней трети московского яруса в Донбассе.

Как уже отмечалось выше, остается неясным, к какому из кальмиусских угольных пластов относятся описанные в настоящей статье растения. Однако есть основание предполагать, что это был 1-й кальмиусский пласт, т. е. h_3 в свите C_2^3. В одной из первых публикаций об открытии угольных почек в Донецком бассейне Залесский (Zalessky, 1910 : 479) отмечал их в Кальмиусском р-не в одном из угольных пластов между известняками H_4 и H_3 в свите C_2^3, однако писал, что «воздерживается от названия угольного пласта», так как «это будет сделано в деталях в другой работе». Залесский изобразил прекрасной сохранности поперечные срезы стебля *Lyginopteris oldhamia* Williamson, черешка медуллозы, который он предположительно отнес к *Medullosa anglica* Scott, а также стебля *Lepidodendron hickii* Watson (Zalessky, 1910, фиг. 1—4).

По-видимому, работа, о которой Залесский говорил в будущем времени, была «Очерком по вопросу образования угля» (1914), в которой он в числе других пластов упоминал также 1-й кальмиусский пласт (шахта № 7 в балке Обеточной). В этой работе дан подробный анализ химического состава угольных почек, описаны и изображены срезы листовых черешков *Myelopteris* и листьев *Alethopteris*, которые он связывал с *Medullosa anglica* (1914, таблица, *2*), а также стебли *Calamites*. Упомянутая выше статья Залесского (Zalessky, 1910) была представлена в Известия Академии наук в феврале 1910 г. Однако в апрельском номере Известий (Залесский, 1910) ранее опубликованной оказалась другая статья Залесского, представленная в марте того же года (см. сноску на с. 447). Находка *L. oldhamia* в этой статье (Залесский, 1910) отмечена в свите C_2^4 в «глинисто-известковом» прослое под известняком $S(I)_3$, причем на этот раз определение было осуществлено по «обрывкам ея характерной вторичной древесины» (Залесский, 1910 : 449). Считать это определение вполне достоверным трудно, как и *M. anglica*. К ней он отнес черешки *Myelopteris*, увязать которые с определенными видами медуллоз не всегда представляется возможным.

Законное сомнение в достоверности определений Залесским рода *Lyginopteris* в свите C_2^4 высказал Phillips (1981) на основании данных Новик (1974) и био-

стратиграфических корреляций K. Patteisky (1957) с учетом распространения *Lyginopteris* и гониатитовых зон от визейского яруса до вестфала B. Как отмечал Phillips (1981), зона *Lyginopteris hoeninghausii* (Brongn.) Patt., по которой проводят сопоставление карбона Западной Европы и Донецкого бассейна, завершается непосредственно выше пласта «Катарина» в Рурском бассейне. По данным Новик (1974), *Lyginopteris* в среднем карбоне Донбасса в виде отпечатков неизвестен выше угольного пласта h_3 (свита C_2^3). Признание достоверности определений Залесского нуждалось бы в обосновании. Единственное предположение, которое кажется допустимым, что род *Lyginopteris* в связи с изменением геологической обстановки и климата мог окончательно обосноваться в сообществах, развитых в условиях торфяных болот и, следовательно, мог бы быть встречен только в форме окаменелостей в угольных почках или прослоях внутри угольных пластов, а не во вмещающих их породах в виде отпечатков, на основании которых были выделены зоны Patteisky (1957) и интервалы стратиграфического распространения рода *Lyginopteris* в разрезе каменноугольных отложений Донбасса (Новик, 1974). Однако это предположение нуждается в проверке.

Phillips (1981) рассмотрел вопрос о корреляции карбона Донецкого бассейна и Западной Европы по флоре, в том числе известной по материалам из угольных почек. Он отмечал, что, хотя в соответствии с решением Межведомственного стратиграфического комитета СССР граница между башкирским и московским ярусами коррелируется с границей вестфала B и C в Западной Европе, R. H. Wagner и A. C. Higgins (Wagner et al., 1979, фиг. 4) эту границу в Донбассе предлагали проводить в вестфале A. По мнению Phillips (1981), это помещало бы угли свиты C_2^5 (k) в зону *L. hoeninghausii*, по Patteisky (1957), что не подтверждается находками рода *Lyginopteris* в угольных пластах и во вмещающих породах (Новик, 1974). Ревизуя данные о распространении *Lyginopteris*, в том числе известные к тому времени в угольных почках Донбасса, Phillips (1981, фиг. 1) сместил границу между башкирским и московским ярусами на его территории в вестфал B. Он писал: «Фактически *Lyginopteris* отсутствует в угольных почках по крайней мере на уровне угля k_8 в свите C_2^5» (Phillips, 1981 : 11).

Регистрация *Physostoma elegans* и *Myeloxylon* sp. в угольной почке внутри угольного пласта имеет существенное значение для более достоверной интерпретации материнского вещества каменных углей Донецкого бассейна. Усилиями палеоботаников, палеопалинологов и углепетрографов (Лаптева, 1971; Snigirevskaya, 1972; Вырвич, 1973; Фисуненко, 1973, 1979; Фисуненко, Снигиревская, 1981; Крузина и др., 1984; Снигиревская, 1986; Снигиревская и др., 1988) была опровергнута бытовавшая много лет точка зрения, согласно которой большинство ранне- и среднекарбоновых каменных углей Донецкого бассейна сложены в основном корой и древесиной плауновидных. Было показано, что в роли торфообразователей в карбоне выступали также влаголюбивые папоротники и птеридоспермы — представители мезо-гигрофильных сообществ, которые, по мнению О. П. Фисуненко (1979), проникали в пределы торфяных болот в периоды некоторой аридизации климата. Нередко остатки этих растений оказываются основными в сложении угольных пластов. Так, пласт h_3, из которого предположительно происходят также описанные в настоящей статье остатки, по данным Фисуненко (Фисуненко, Снигиревская, 1981), изучавшего не угольные почки, а отпечатки и мумификации растений, в западной части Лутугинского р-на Донбасса сложен почти исключительно семенными папоротниками — невроптеридами, алетоптеридами и сфеноптеридами, причем стигмариевая почва у этого угольного пласта отсутствует. Исследование угольных почек США также показывает существенную роль в торфообразовании медуллозовых и лигиноптеридовых семенных папоротников, которые, по мнению Phillips (1981), мигрировали в заболоченные низменности карбона в периоды понижения уровня грунтовых вод. По его данным, среди семенных папоротников главным углеобразователем в вестфале A был род *Lyginopteris*, а в вестфале D —

Medullosa. Таким образом, деление растительных сообществ карбона на антракофильные и антракофобные, как уже отмечалось (Фисуненко, Снигиревская, 1981), в свете современных данных не выдерживает критики.

Несмотря на большие успехи палеоботаники, семенные папоротники или птеридоспермы (класс *Lyginopteridae* или *Pteridospermae*) остаются одной из наиболее загадочных групп вымерших растений. Уходя корнями в поздний девон, они были важным звеном в эволюции высших растений, демонстрирующим одно из поистине удивительных, с точки зрения необотаника, решений репродуктивной стратегии. Интерес к семенным папоротникам не ограничивается их значением для систематики и филогении высших растений. Выявленные временные интервалы в существовании в геологическом прошлом основных таксонов этой группы широко используются при стратиграфических построениях, связанных с датировкой и расчленением континентальных отложений от раннего карбона до мела.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вырвич Г. П. Петрогенетические типы антрацитов Донецкого бассейна и некоторые закономерности распределения их на площади и в стратиграфическом разрезе: Автореф. дис. . . .канд. геол.-минерал. наук. Л., 1973. 24 с. — *Залесский М. Д.* О нахождении в одной из пород под известняком (I_3) общего разреза Донецких каменноугольных отложений растительных остатков с сохраненным строением // Изв. Импер. Академии наук. 1910. № 6. С. 447—449. — *Залесский М. Д.* Очерк по вопросу образования угля. Петроград: Изд-во Геол. комитета, 1914. 94 с. — *Крузина А. Х.*, *Узиюк В. И.*, *Шварцман Е. Г.* Палинолого-петрографические исследования для детального расчленения и корреляции угольных пластов Донбасса // Стратигр. и палеогеогр. 1984. № 12. С. 53—62. — *Лаптева А. М.* Детальная стратиграфия, морфология и генезис угольного пласта в Лисичанском, Алмазно-Марьевском и Селезневском районах Донбасса: Автореф. дис. . . .канд. геол. наук. Ростов н/Д, 1971. 25 с. — *Мейен С. В.* Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с. — *Новик Е. О.* Кордаиты и семена каменноугольных отложений Донецкого бассейна. Киев: Изд-во АН УССР, 1951. 49 с. — *Новик Е. О.* Закономерности развития каменноугольной флоры юга европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1974. 138 с. — *Снигиревская Н. С.* Методы палеоботанического исследования окаменелых торфов в среднекарбоновых углях Донецкого бассейна // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 12. С. 1691—1698. — *Снигиревская Н. С.* История и значение палеоботанического исследования окаменелых торфов в угольных пластах Донецкого бассейна // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 126—135. — *Снигиревская Н. С.*, *Маценко Г. П.*, *Шендрик Т. Г.* Применение сканирующего электронного микроскопа при палеоботаническом изучении нижнекарбоновых каменных углей (на примере Новомосковского месторождения, Западный Донбасс) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 7. С. 1030—1033. — *Фисуненко О. П.* Методика и геологическое значение эколого-тафономических исследований (на примере среднего карбона Донбасса): Автореф. дис. . . .д-ра геол. наук, Киев, 1973. 40 с. — *Фисуненко О. П.* Растительные палеосукцессии в карбоне на территории Донецкого бассейна и их возможные причины // Ежегодник ВПО. 1979. Т. 22. С. 210—227. — *Фисуненко О. П.*, *Снигиревская Н. С.* Торфообразующие растительные сообщества среднего карбона Донецкого бассейна // Сб. докл. XXVI сессии ВПО. Л.: Наука, 1981. С. 15—30. — *Andrews H. N.* Early seed plants // Science. 1963. Vol. 142, N 3594. P. 925—931. — *Arnold C.* Some cutinized seed membranes from the coal-bearing rocks of Michigan // Bul. Torrey Bot. Club. 1948. Vol. 75, N 2. P. 131—146. — *Holden H. S.* Morphology of a new species of Pteridosperm seed from the Yorkshire Coal Measures // Ann. Bot. 1954. Vol. 18, N 72. P. 407—415. — *Leisman G. A.* *Physostoma calcaratum* sp. nov., a tentecled seed from the Middle Pennsylvanian of Kansas // Amer. J. Bot. 1964. Vol. 51. P. 1069—1075. — *Oliver F. W.* On *Physostoma elegans* Williamson, an archaic type of seed from the Palaeozoic rocks // Ann. Bot. 1909. Vol. 23. P. 73—116. — *Patteisky K.* Die phylogenetische Entwicklung der Arten von *Lyginopteris* und ihre Bedeutung für Stratigraphie // Mitt. Westfäl. Berggewerkschaftskasse, Bochum. 1957. Bd 12. S. 59—83. — *Phillips T. L.* Stratigraphic occurrences and vegetational pattern of Pennsylvanian Pteridosperms in Euroamerican coal swamps // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 32. P. 5—26. — *Smith A. G.*, *Hurley A. M.*, *Briden J. C.* Phanerozoic palaeocontinental world maps. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1981. 102 p.— *Snigirevskaya N. S.* Studies of coal balls of the Donets basin // Rev. Palaeobot. Palynol. 1972. Vol. 14. P. 197—204. — *Taylor T. N.*, *Millay M. A.* Morphologic variability of Pennsylvanian Lyginopterid seed ferns // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 32. P. 27—62. — *Wagner R. H.*, *Higgins A. C.*, *Meyen S. V.* (Ed.). The Carboniferous of the USSR // Yorkshire Geol. Soc. Occas. Publ. 1979. Vol. 4. 247 p. — *Williamson W. C.* On the organization of the fossil plants of the Coal Measures. Pt. 8. Ferns (continued) and Gymnospermous stems and seeds // Philos. Trans. Roy. Soc. 1877. Vol. 167. P. 213—

270. — *Zalessky M. D.* On the discovery of the calcareous concretions known as coal balls in one of the coal seams of the Carboniferous strata of the Donetz // Bull. Acad. Impér. Sci. St.-Petersbourg. 1910. N 6. P. 477—480.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 I 1989.

УДК 581.33 : 620.187

Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

Т. А. Плющ

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА *ULMUS LAEVIS* (*ULMACEAE*)

T. A. PLYUSHCH. THE EMBRYO SAC ULTRASTRUCTURE IN *ULMUS LAEVIS* (*ULMACEAE*)

Типичный зародышевый мешок *Ulmus laevis* состоит из 3 клеток яйцевого аппарата, центральной клетки с двумя ядрами и многих антипод (11?). Яйцевой аппарат не дифференцирован. Среди антипод выделяются клетки двух типов, имеющие различную ультраструктуру: нижние антиподы, занимающие халазальный конец зародышевого мешка, и верхние антиподы, лежащие над нижними. Клетки яйцевого аппарата, центральная клетка и верхние антиподы в типичном зародышевом мешке *U. laevis* имеют сходную ультраструктуру. Для них характерны ядра с диффузным хроматином и плотной нуклеоплазмой, в цитоплазме много митохондрий и пластид, умеренное число цистерн ЭР и умеренно активный аппарат Гольджи, высокая плотность рибосом. Различия в ультраструктуре верхних и нижних антипод заключаются в меньшей насыщенности нижних антипод рибосомами, митохондриями и пластидами, по сравнению с верхними, меньшей плотности нуклеоплазмы ядер и более высокой активности аппарата Гольджи. Крахмал в некоторых зародышевых мешках присутствует в верхних антиподах и его нет в нижних. Среди исследованных зародышевых мешков обнаружен один 8-ядерный 4-клеточный зародышевый мешок. В этом зародышевом мешке наблюдали спермии. Ультраструктура этого зародышевого мешка и спермиев описывается.

У видов рода *Ulmus* отмечены зародышевые мешки разных типов — Drusa, Adoxa и Fritillaria (Магешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1981). Необычен характер роста пыльцевой трубки. Она ветвится и блуждает по фуникулусу, интегументам и нуцеллусу (Навашин, 1951). Согласно C. H. Shattuck (1905 — цит. по: Магешвари, 1954) и I. Ekdahl (1941), у *U. americana* и *U. glabra* возможно оплодотворение антипод и развитие антиподальных зародышей. Ниже приводятся данные по ультраструктуре зародышевого мешка и оплодотворению у *U. laevis*. Ранее семяпочки видов этого рода электронно-микроскопически не исследовались.

Материал и методика

Завязи *Ulmus laevis* Pall. в период цветения фиксировали 3%-ным раствором глутарового альдегида и постфиксировали 20%-ным раствором OsO_4, обезвоживали в этиловом спирте и ацетоне. В качестве заливочного материала использовали эпон 812. Срезы контрастировали в уранил-ацетате и цитрате свинца и исследовали в электронном микроскопе JEM-100 B. Просмотрены препараты 7 зародышевых мешков. Морфометрический анализ электроннограмм выполнен так, как описано нами ранее (Плющ и др., 1987) по методике Е. В. Киселевой с соавт. (1974). Статистической обработки полученных данных не проводили. Парциальные объемы органелл в цитоплазме и число рибосом в 1 мкм^2 в тексте приводятся в скобках.

Исследовали зародышевые мешки до оплодотворения, более точно стадию их развития не определяли.

Результаты исследования

Для исследованных зародышевых мешков, по всей видимости, характерен Drusa-тип развития. Они содержат 3-клеточный яйцевой аппарат, центральную клетку с двумя ядрами и приблизительно 11 антипод. Зародышевые мешки Fritillaria- и Adoxa-типов не отмечены.

Клетки яйцевого аппарата примыкают к микропилярному участку стенки зародышевого мешка. Плазмалеммы соседних клеток в отдельных зонах контактируют друг с другом. При этом зоны контакта плазмалемм чередуются с зонами, в которых плазмалеммы располагаются на расстоянии друг от друга. В межклеточном пространстве локализовано вещество средней электронной плотности (полисахаридной природы?). Все клетки яйцевого аппарата имеют сходную ультраструктуру. Одна из клеток, вероятно яйцеклетка, крупнее двух других. Ядра клеток округлой формы, с волнистым контуром оболочки, имеют плотную нуклеоплазму и почти не содержат конденсированного хроматина. В ядрышке большая часть фибриллярного материала сосредоточена в центре, гранулярный располагается преимущественно на периферии. Плотность рибосом, объединенных в розетковидные полисомы, в гиалоплазме высокая (690 в 1 мкм^2). Эндоплазматический ретикулум (ЭР) образован длинными узкими цистернами, равномерно распределенными в цитоплазме. Число их умеренное (0.6 %). Преобладающими органеллами в клетках являются митохондрии (14.0 %) и пластиды (5.4 %). Митохондрии округлые с электронно-прозрачным матриксом и узкими единичными кристами (табл. I, *1*). Пластиды удлиненной, иногда гантелевидной или чашевидной формы, с очень плотной стромой и редкими осмиофильными гранулами, некоторые срезы пластид с крахмалом. Мембранная система пластид состоит из трубочек (диаметром около 50 нм), встречаются также ламеллы. Аппарат Гольджи средней активности (0.08 %). На срезах клеток присутствуют 2—3 диктиосомы с 5—7 узкими цистернами, которые формируют небольшое число электронно-прозрачных пузырьков. Липидных капель — 0.4 %.

В центральной клетке сливающиеся полярные ядра располагаются под клетками яйцевого аппарата. В цитоплазме митохондрий — 11.7 %, пластид — 7.3, ЭР — 0.6, липидных капель — 1.1 %. Диктиосомы встречаются редко. Ультраструктура органелл центральной клетки такая же, как в клетках яйцевого аппарата.

Среди антипод выделяются клетки двух типов, имеющие различную ультраструктуру: нижние, занимающие халазальный конец зародышевого мешка, и верхние, лежащие над нижними (табл. I, *2*).

Нижние антиподы разделены тонкими полисахаридными стенками с редкими плазмодесмами. Нуклеоплазма их ядер в отличие от нуклеоплазмы ядер клеток яйцевого аппарата и центральной клетки электронно-прозрачная. В ядрах присутствуют небольшие блоки конденсированного хроматина, приуроченные к оболочке ядра и распределенные свободно в нуклеоплазме. В ядрышке фибриллярный и гранулярный компоненты располагаются равномерно, но иногда последний преимущественно локализован в периферических участках ядрышка. Плотность рибосом (полисом) ниже, чем в клетках яйцевого аппарата и центральной клетке (250 в 1 мкм^2). ЭР состоит из узких длинных гранулярных цистерн (табл. I, *3*), иногда спирально закрученных (0.8 %). Аппарат Гольджи активный (0.2 %). Диктиосомы на срезах клеток частые, состоят из 5—7 узких прямых цистерн и отчленяют электронно-прозрачные пузырьки — мелкие (60 нм) и очень крупные (230 нм). Плотность распределения митохондрий (5.6 %) и пластид (2.1 %) меньше, чем в клетках яйцевого аппарата и центральной клетке. Морфология этих органелл подобна уже описанной. В одних зародышевых мешках пластиды нижних антипод содержат крахмал, в других лишены его. Присутствуют электронно-прозрачные вакуоли мелких и средних

размеров. Некоторые вакуоли имеют разрушенный тонопласт, что может указывать на наличие в клетках дегенерационных процессов.

Для верхних антипод в отличие от нижних характерны бо́льшая электронная плотность нуклеоплазмы ядер и меньшее количество конденсированного хроматина (хроматин в основном диффузный), бо́льшая насыщенность гиалоплазмы рибосомами, более высокая плотность распределения митохондрий (7.1 %) и пластид (3.6 %). Структура митохондрий и пластид такая же, как в других клетках зародышевого мешка, но в пластидах всегда можно наблюдать крахмал. ЭР представлен умеренным числом узких длинных цистерн. Эти антиподы имеют крупные вакуоли, которые располагаются или под ядром, со стороны нижних антипод, или над ядром, со стороны центральной клетки. Верхние антиподы полностью окружены полисахаридными оболочками или имеют прерывистые полисахаридные оболочки, как и клетки яйцевого аппарата. Ультраструктура верхних антипод визуально подобна ультраструктуре клеток яйцевого аппарата и центральной клетки.

Среди исследованных зародышевых мешков обнаружен один, имеющий несколько необычное строение. В его яйцевом аппарате содержались 4 клетки, которые не примыкали к микропилярному участку оболочки зародышевого мешка, а располагались в верхней его трети, контактируя только с его латеральными стенками. 4 ядра центральной клетки распределены следующим образом: 3 ядра под яйцевым аппаратом и одно над ним, т. е., возможно, что клетки яйцевого аппарата заключены в центральную клетку. Антиподы отсутствуют. Зародышевый мешок такого строения не описан в классификациях типов зародышевых мешков.

Ультраструктура этого «аномального» зародышевого мешка и наиболее распространенного, описанного выше, несколько различаются. В «аномальном» зародышевом мешке размер и форма клеток яйцевого аппарата свидетельствуют о том, что они являются попарно сестринскими. В каждой паре клетки имеют разные размеры: одна больше другой (табл. II, *1*). Оболочка, разделяющая сестринские клетки, на всем протяжении содержит полисахаридное вещество, но она очень тонкая. Полисахаридное вещество наблюдается также в верхних частях клеток, обращенных к центральной клетке; апикальные концы клеток ограничены одними плазмалеммами. По ультраструктуре клетки яйцевого аппарата сходны, и можно считать, что яйцеклетка и синергиды в нем морфологически не различимы. Ядра имеют овальную форму, несколько вытянутую вдоль продольной оси клеток, слабоволнистый контур оболочки, нуклеоплазму средней электронной плотности, в основном диффузный хроматин, в ядрышке фибриллярный компонент сконцентрирован в центре, гранулярный преобладает на периферии. Рибосомы в гиалоплазме многочисленны (650 в 1 мкм^2), почти все собраны в мелкие розетковидные полисомы. ЭР (0.1 %) представлен немногочисленными короткими несколько расширенными цистернами, которые иногда очень плотно прилегают к плазмалемме. Встречаются разбухшие короткие цистерны ЭР, напоминающие вакуоли, но к их мембране (с наружной стороны) прикреплены рибосомы. Плотность митохондрий в цитоплазме довольно высокая (9.2 %), и они равномерно размещены в ней. Форма митохондрий округлая или овальная, матрикс преимущественно электронно-прозрачный, узкие мелкие кристы малочисленны (табл. II, *2*). Пластид меньше (3.7 %), чем митохондрий, но они в 2—3 раза крупнее последних. Форма пластид разнообразная: округлая, вытянутая, амебоидная, иногда пластиды содержат чашевидные инвагинации. Мембранная система пластид состоит из большого числа трубочек среднего диаметра (35—50 нм) и редких трубочек меньшего диаметра (17 нм), а также из единичных узких ламелл. Строма пластид электронно-плотная, с редкими осмиофильными глобулами. Некоторые пластиды содержат крахмал, хотя на большей части срезов пластид он отсутствует. Диктиосомы встречаются часто (0.4 %), состоят

из 5—7 узких цистерн, которые отчленяют немногочисленные очень мелкие электронно-прозрачные пузырьки. Липидных капель — 0.2 %.

Морфология ядер центральной клетки аналогична той, которая характерна для клеток яйцевого аппарата, но в ядрах центральной клетки нуклеоплазма несколько более электронно-плотная. По некоторым признакам ультраструктуры цитоплазмы центральная клетка отличается от клеток яйцевого аппарата. В центральной клетке выше плотность рибосом (710 в 1 $мкм^2$), меньше цистерн ЭР (0.06 %), но они так же, как в яйцевом аппарате, вздуты и напоминают мелкие вакуоли. Парциальные объемы хондриома (13.1 %) и пластидома (14.0 %) одинаковы, преобладание митохондрий в цитоплазме центральной клетки не заметно. Система крист в большинстве митохондрий слабо развита, но встречаются митохондрии с большим числом крист. Пластиды содержат больше крахмала, и их строма чуть более плотная, чем в пластидах клеток яйцевого аппарата. Диктиосомы, согласно полученным данным, занимают в цитоплазме 0.1 % ее объема. Липидные капли — 0.9 %.

Над клетками яйцевого аппарата «аномального» зародышевого мешка можно видеть содержимое пыльцевой трубки. Два спермия располагаются между плазмалеммами клетки яйцевого аппарата и центральной клетки (табл. II, *1*): один — в верхней латеральной части яйцевого аппарата, другой — под яйцевым аппаратом, в «щели», которая тем не менее в данном случае не является широким межклеточным пространством, так как плазмалеммы клеток яйцевого аппарата и центральной клетки плотно прилегают друг к другу и облегают спермий, контактируя с его плазмалеммой. Морфология ядер обоих спермиев идентична. Ядра содержат большое количество конденсированного хроматина (табл. II, *3*, *4*), имеется ядрышко, которое обычно в ядрах сформированных спермиев отсутствует (Татинцева, 1975). Хотя контур ядра четко очерчен, ядерная оболочка на большем протяжении ядра не выявляется, но в некоторых участках она видна как одномембранное, а иногда и двумембранное образование. Ядро спермия удлиненное. С продольной стороны ядра плазмалемма спермия плотно прилегает к нему. На переднем и заднем концах спермия верхний и нижний участки его плазмалеммы располагаются на расстоянии друг от друга. На переднем конце через короткий промежуток от ядра верхний и нижний участки плазмалеммы смыкаются. За ядром, на заднем конце спермия, эти участки соприкасаются через больший промежуток. Здесь между плазмалеммами можно видеть хлопьевидное электронно-плотное вещество, которое тем не менее вряд ли можно принять за скопление рибосом. Также присутствуют несколько электронно-плотных тел и кольцевидные мембраны, лишенные какой-либо внутренней структуры. Цитоплазматические органеллы не обнаружены. Установить протяженность плазмалеммы на концах спермиев, располагающейся между клетками зародышевого мешка, оказалось невозможным.

Обсуждение результатов

Клетки яйцевого аппарата, центральная клетка и верхние антиподы в типичном зародышевом мешке *U. laevis* имеют сходную ультраструктуру. Для них характерны ядра с диффузным хроматином и электронно-плотной нуклеоплазмой, в цитоплазме много митохондрий и пластид, умеренное число цистерн ЭР и умеренно активный аппарат Гольджи, высокая плотность рибосом.

Ранее на примере трех видов покрытосеменных нами (Плющ и др., 1987) была показана четкая видоспецифичность ультраструктуры клеток зародышевого мешка. Но было также отмечено, что наряду с чертами сходства клетки разных типов зародышевого мешка одного вида имеют и различные признаки, которые обусловлены различием их функций. Однако для *U. laevis* характерно не столько преобладание в ультраструктуре клеток яйцевого аппарата, центральной клетки и антипод видоспецифических признаков, сколько почти пол-

ное тождество ультраструктуры этих клеток. Известно (см. обзоры Банниковой, Плющ, 1982; Остапенко и др., 1985), что для яйцеклетки покрытосеменных в типичном случае характерно слабое развитие ЭР и аппарата Гольджи, преобладание в цитоплазме митохондрий; в синергидах, напротив, ЭР и аппарат Гольджи хорошо или сильно выражены. В центральной клетке все органеллы цитоплазмы умеренно развиты. (Антиподы исследованы пока у небольшого числа видов, и специфические признаки их ультраструктуры не определены). Исходя из этих сведений можно полагать, что ультраструктура клеток зародышевого мешка *U. laevis*, за исключением нижних антипод, в наибольшей мере подобна ультраструктуре центральной клетки и, возможно, яйцеклетки и в наименьшей — синергид. Это может быть связано с тем, что при отсутствии дифференциации клеток зародышевого мешка их главными чертами должны быть черты оплодотворяемых клеток, что мы и наблюдаем у *U. laevis*.

Различие в ультраструктуре верхних и нижних антипод заключается в меньшей насыщенности последних рибосомами, митохондриями и пластидами, меньшей плотности нуклеоплазмы ядер и более высокой активности аппарата Гольджи. Крахмал в некоторых зародышевых мешках присутствует в верхних антиподах и его нет в нижних.

Можно предположить несколько причин, которые могли бы обусловить различную дифференциацию антипод в зародышевом мешке *U. laevis*.

1. Различие в ультраструктуре антипод отражает ультраструктурную дифференциацию цитоплазмы ценоцитного зародышевого мешка. Подобное явление было отмечено нами у *Lilium candidum* и *L. regale* (неопубликованные данные). У этих растений в ценоцитном зародышевом мешке митохондрии и пластиды концентрируются на полюсах зародышевого мешка и вдоль его оболочки, цистерны ЭР локализованы в его центральной части. После формирования клеток в зародышевом мешке *L. regale* и *L. candidum* можно видеть, что клетки яйцевого аппарата и антиподы заполнены митохондриями и пластидами и почти не содержат элементов ЭР, последние в основном сосредоточены в центральной клетке. По аналогии можно предположить, что в халазальной части ценоцитного зародышевого мешка *U. laevis* также имеются зоны с различной ультраструктурой, в которых впоследствии формируются антиподы двух типов.

2. Различие в ультраструктуре антипод может быть обусловлено их различным участием в транспорте веществ из тканей завязи к зародышевому мешку (трофическая функция антипод предполагается рядом авторов — Diboll, Larson, 1966; Rifot, 1973; Жукова, Соколовская, 1977, и др.). Согласно этому предположению следует ожидать, что нижние антиподы метаболически более активны, чем верхние, так как они располагаются ближе к проводящему пучку халазы. Однако в действительности ультраструктура этих клеток (за исключением высокоактивного аппарата Гольджи нижних антипод) свидетельствует об обратном. Верхние антиподы метаболически более активны, чем нижние.

3. Дифференциация антипод у *U. laevis* связана с вхождением в халазальный конец зародышевого мешка пыльцевой трубки, оплодотворением одной из антипод, а затем развитием антиподального зародыша. На это указывают уже упомянутые выше данные литературы, а также сходство по ультраструктуре верхних антипод с клетками яйцевого аппарата (недифференцированного). Кроме того, в одном из зародышевых мешков в его халазальной зоне отмечены участки, по своей ультраструктуре напоминающие цитоплазму вскрывшейся пыльцевой трубки (в этих участках в оболочках органелл цитоплазмы располагались осмиофильные глобулы).

Последнее предположение кажется нам предпочтительным. В целом следует заметить, что антиподы с различной ультраструктурой встречаются у покрытосеменных крайне редко.

Пожалуй, одним из интересных моментов настоящей работы является наблюдение спермиев в зародышевом мешке. Спермии наблюдали в «аномальном»

зародышевом мешке, в котором вскрытие пыльцевой трубки произошло над клетками яйцевого аппарата. Расположение спермиев в зародышевом мешке свидетельствует, во-первых, о том, что спермии связаны друг с другом, так как они следуют друг за другом, во-вторых, о наличии у спермиев способности к самостоятельному передвижению (наиболее распространено представление о пассивном характере перемещения спермиев в зародышевом мешке). После выхода спермиев из пыльцевой трубки они передвигаются между плазмалеммами клетки яйцевого аппарата и центральной клетки в направлении апикального конца яйцевого аппарата. «Стремление» спермиев к апикальному концу яйцевого аппарата указывает также на то, что единственным местом, где у покрытосеменных осуществляется процесс объединения спермиев с яйцеклеткой и центральной клеткой, является межклеточное пространство между этими клетками, но именно под апикальным полюсом яйцеклетки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П., Плющ Т. А. Ультраструктура яйцевого аппарата зародышевого мешка покрытосеменных растений // Укр. ботан. журн. 1982. Т. 39, № 6. С. 81—87. — *Жукова Г. Я., Соколовская Т. Б.* Ультраструктура антипод зародышевого мешка *Aconitum napellus* L. (*Ranunculaceae*) перед оплодотворением // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 11. С. 1600—1611. — *Киселева Е. В., Шилов А. Г., Христолюбова Н. Б.* Методы оценки основных стереологических параметров // Применение стереологических методов в цитологии. Новосибирск: Изд-во Ин-та цитологии и генетики СО АН СССР, 1974. С. 33—53. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосеменных. М.: Изд-во иностр. лит., 1954. 739 с. — *Навашин С. Г.* О цветневой трубке у вяза // Избранные труды. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 1. С. 177—187. — *Остапенко Е. К., Хведынич О. А., Плющ Т. А., Банникова В. П.* Функциональная морфология зародышевых мешков покрытосеменных // Половые клетки и оплодотворение у покрытосеменных и водорослей. Киев: Наук. думка, 1985. С. 55—97. — *Плющ Т. А., Банникова В. П., Гвилава М. Н.* Морфометрический анализ ультраструктуры цитоплазмы клеток зародышевого мешка *Crepis tectorum* (*Asteraceae*), *Epilobium hirsutum* (*Onagraceae*) и *Peperomia blanda* (*Piperaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 8. С. 1074—1079. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Семейство *Ulmaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1981. С. 186—187. — *Татинцева С. С.* Образование и развитие спермиев у некоторых покрытосеменных. I. *Poaceae* (*Gramineae*); II. *Asteraceae* (*Compositae*). // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 12. С. 1707—1720. — *Diboll A. G., Larson D. A.* An electron microscopic study of the megagametophyte in *Zea mays* // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 53, N 4. P. 391—402. — *Ekdahl I.* Die Entwicklung von Embryosack und Embryo bei *Ulmus glabra* Huds. // Swensk Bot. Tidskr. 1941. Bd 35, Hf 2. S. 143—156. — *Rifot M.* Evolution structurale du pôle chalazien du sac embryonnaire d'*Aquilegia vulgaris* en liaison avec son activité trophique // C. R. Acad. Sci. 1973. Vol. 277D, N 14. P. 1313—1316.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 9 X 1987.

УДК 581.52.5 : 582 : 893 (571.151)

Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

С. И. Михайлова

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ *BUPLEURUM MULTINERVE* (*APIACEAE*) НА АЛТАЕ

S. I. MICHAILOVA. MORPHOLOGY AND ANATOMY OF *BUPLEURUM MULTINERVE* (*APIACEAE*) IN THE ALTAI

Уточнена анатомо-морфологическая характеристика моно-, олиго- и поликарпической биоморф володушки многожильчатой на Алтае. Даны дополнительные признаки выделения биоморф этого вида по анатомо-морфологической структуре подземных органов, общему плану прохождения онтогенеза и его длительности. На Алтае максимальная длительность жизни володушки многожильчатой, определенная анатомическим способом, отмечена в экстремальных условиях существования и не превышает 25 лет. Для каждой биоморфы дана эколого-ценотическая приуроченность.

Володушка многожильчатая *Bupleurum multinerve* DC. — ценное лекарственное растение, введенное в официальную медицину. Препараты из ее надземных частей, содержащие сумму флавоноидов, обладают рядом лечебных свойств: капилляроукрепляющим, противовоспалительным, противоожоговым (Привалова, 1970; Лившиц, Фетисов, 1986). Потребности фармацевтической промышленности в сырье володушки удовлетворяются за счет эксплуатации природных популяций. Поэтому необходимо создание режима рационального использования этого вида на основе изучения его биологических особенностей. Биология вида изучена недостаточно. В ряде работ интродукторов Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС, Новосибирск) приводятся данные по морфологической изменчивости надземных органов володушки многожильчатой в различных условиях обитания (Горбалева, Якубова, 1968; Израильсон, 1979). Высокая пластичность этого вида — наиболее древнего в роде *Bupleurum* L. — подчеркивается систематиками (Козо-Полянский, 1915; Линчевский, 1950). Между тем по морфологии природных популяций володушки многожильчатой имеется только одна работа (Нухимовский, 1978).

Володушка многожильчатая сформировалась в горах Южной Сибири в плейстоценовую эпоху и относится к группе «нагорных ксерофитов» (Тимохина, 1970). Вид имеет дизъюнктивный ареал, состоящий из нескольких фрагментов: сибирского, уральского и южноевропейского. За пределами СССР встречается в горах Западной Европы. Ценоареал володушки многожильчатой охватывает горные районы Алтая, Кузнецкого Алатау и Западного Саяна. Являясь ксеромезофитом, володушка растет преимущественно в низко- и среднегорных районах на выположенных и крутых склонах световых экспозиций в составе травяного яруса луговых степей, остепненных суходольных лугов (иногда закустаренных), заходит под полог лиственничных и сосновых лесов. Реже поднимается в высокогорный пояс, где встречается на остепненных альпийских лугах.

В работе Е. Л. Нухимовского (1978) у володушки многожильчатой, произрастающей на Алтае, выделены 3 «направления жизни» или тропобиоза: моно-, олиго- и поликарпический. Они характеризуются кратностью плодоношения, определенным строением надземных и подземных органов, темпами прохождения и длительностью онтогенеза. По существу они являются разными жизненными формами, относящимися, по классификации И. Г. Серебрякова (1964), к двум типам травянистых растений (моно- и поликарпики).

Целью наших исследований было изучение анатомо-морфологической структуры подземных органов моно-, олиго- и поликарпической биоморф володушки многожильчатой и уточнение длительности жизни этого вида. Материал был собран в 1985—1986 гг. на территории Западного Алтая (Куминова, 1960). Изучено 15 ценопопуляций в районе Коргонского и Бащелакского хребтов. В каждом ценозе делалось геоботаническое описание и отбирался материал (30—40 взрослых особей) для детального анатомо-морфологического описания. Для определения возраста володушки впервые использовался анатомический способ, разработанный в Научно-исследовательском институте биологии и биофизики (НИИББ, Томск) для травянистых многолетников и описанный ранее (Сахарова и др., 1983; Некратов, 1987). С этой целью была изучена анатомическая структура подземных органов. Исследование проводили с помощью МБС-9 (увеличение 8×4, 8×7). Поперечные срезы делали вручную на предварительно размоченных в 70%-ном спирте подземных органах.

Морфология

Володушка многожильчатая — травянистый многолетник, развивающийся по типу полурозеточных симподиально ветвящихся растений, для которых наиболее важными признаками являются наличие розеточной фазы в развитии

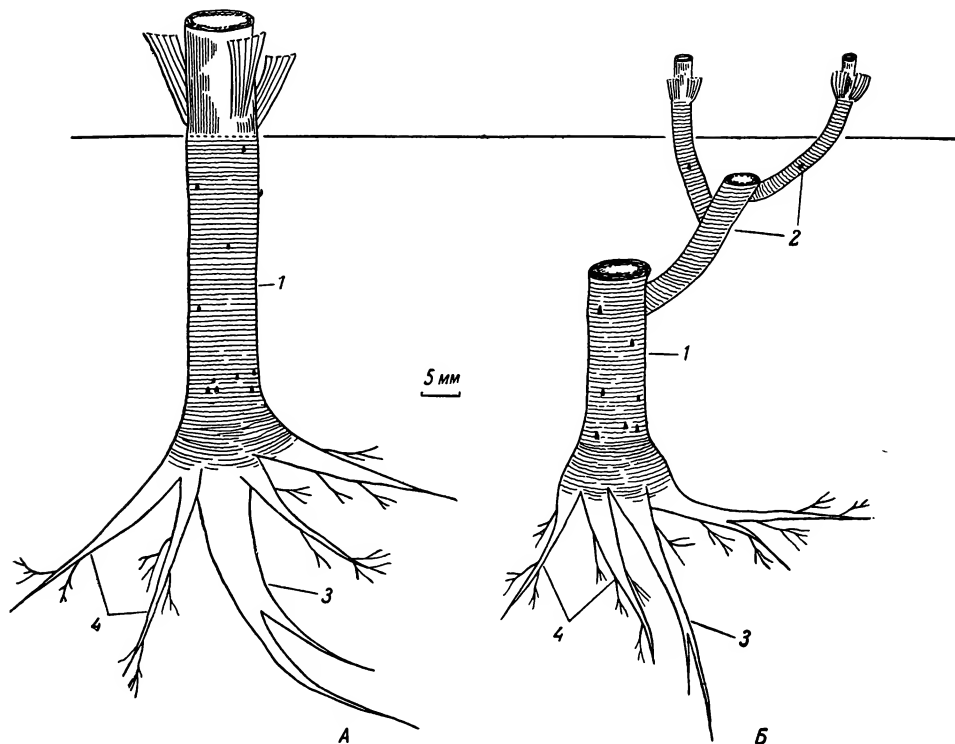


Рис. 1. Строение подземных органов володушки многожильчатой.

А — монокарпическая и *Б* — олигокарпическая биоморфы. *1* — главная ось корневища, *2* — боковые ветви корневища, *3* — главный корень, *4* — боковые корни.

монокарпических побегов и облиственность формирующегося затем удлиненного репродуктивного побега (Голубев, 1965). Степень развития репродуктивных и вегетативных побегов, а также их число варьируют у разных жизненных форм. Онтогенез володушки многожильчатой идет по схеме полициклических моно-, олиго- и поликарпиков. По характеру многолетних подземных органов, представленных морфологическим образованием сложного происхождения, этот вид относится к корневищностержнекорневым растениям. Наряду с главным корнем формируется многолетний подземный орган побегового происхождения. По типу формирования побеговая подземная часть является эпигеогенным корневищем (Серебряков, Серебрякова, 1965). Оно состоит из укороченных осей розеточных побегов, погруженных в почву в результате контрактильной деятельности главного и боковых корней и несущих листовые рубцы и почки возобновления (рис. 1). Всегда выражена главная ось корневища за счет длительного (5—7-летнего) пребывания побега в стадии розетки в прегенеративный период. После отмирания репродуктивного побега остается рубец в виде небольшого углубления; трогаются в рост боковые почки. Варианты морфологических моделей корневища могут быть самыми разнообразными в зависимости от числа боковых ветвей и их положения на главной оси, направления роста (ортотропное или плагиотропное). Корневище володушки многожильчатой сохраняет связь с главным корнем в течение всей жизни растения, это обусловливает его морфологическое своеобразие: оно не отмирает с проксимального конца и не имеет придаточных корней. Переход между двумя образованиями (корневищем и корнем) обычно хорошо выражен, так как на главной оси корневища сохраняются листовые рубцы и почки возобновления. Кроме

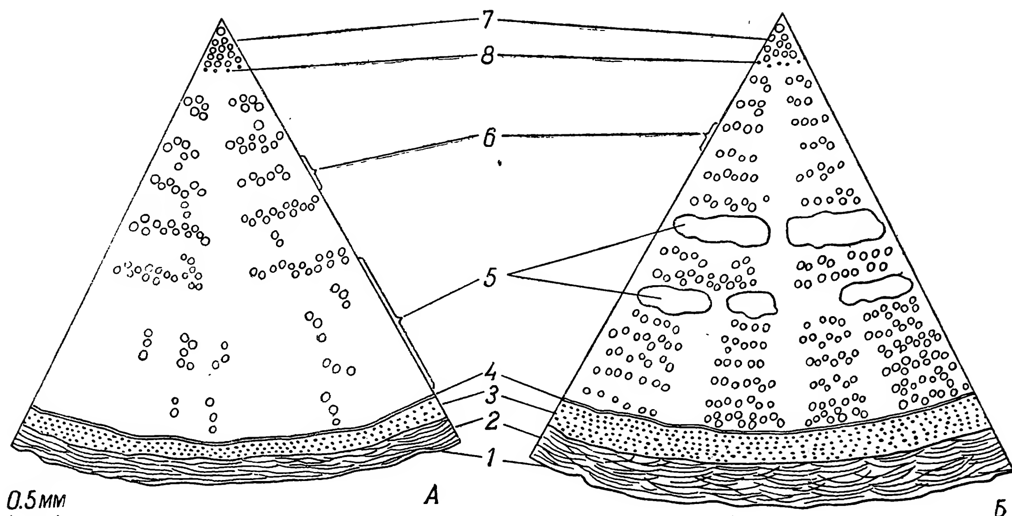


Рис. 2. Поперечный срез корневища в базальной части.

А — монокарпическая, Б — олигокарпическая биоморфы, 1 — перидерма, 2 — первичная кора, 3 — 3 — флоэма, 4 — камбий, 5 — либриформ, 6 — годичные кольца ксилемы, 7 — сердцевина, 8 — смоляные ходы.

того, базальная часть главного корня у большинства растений выделяется в виде поперечноморщинистого утолщения в результате контрактильной деятельности главного и боковых корней.

Анатомия

Корневище. Снаружи располагается слой опробковевших клеток — перидерма. Затем идут первичная кора и флоэма, пронизанные смоляными ходами. За слоем камбия — древесина. Вторичная ксилема кольцесосудистого типа, в большинстве случаев хорошо выделяются годичные кольца — чередующиеся слои ранней тонкостенной и поздней толстостенной древесины. Ксилема разделена на секторы сердцевинными лучами, состоящими из паренхимных клеток. Центральную часть занимает сердцевина, по периферии которой располагаются смоляные ходы. Корневище взрослого растения, достигшего репродуктивного состояния, претерпевает анатомические изменения. С появлением репродуктивных побегов образуется мощный слой механических тканей за счет работы межпучкового камбия, что придает корневищу особую прочность (рис. 2).

Определение возраста володушки многожильчатой анатомическим способом основано на подсчете годичных колец ксилемы на поперечном срезе самой старой части корневища — у основания главной оси в месте перехода корневища в корень.

Корень. В отличие от корневища в корне отсутствует сердцевина. Больше доля первичной коры и флоэмы. На поперечном срезе в базальной части главного корня ксилема имеет неправильную звездчатую форму вследствие отхождения крупных боковых корней.

На основе анатомо-морфологической структуры подземных органов приводим характеристики моно-, олиго- и поликарпических биоморф володушки многожильчатой.

Монокарпическая биоморфа

Эта биоморфа характеризуется однократным цветением в конце онтогенеза и последующим отмиранием. В низкогорных и среднегорных районах Алтая

(долины рек Чарыш, Кумир, Песчаная и др.) ценопопуляции этой биоморфы приурочены к крутым склонам световой экспозиции. С обилием около 5—10 % володушка многожильчатая растет на закустаренных (5—20 %) злаково-разнотравных луговых степях наряду с такими видами, как *Spiraea trilobata* L., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Galium verum* L., *Schizonepeta multifida* (L.) Briq., *Sedum hybridum* L., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Festuca supina* Schur. Надземная часть володушки представлена 1 (редко 2) репродуктивным побегом высотой 80—120 см; стебли крепкие (диаметр 0.5—0.7 см), ветвистые, несут 5—7 боковых ветвей, заканчивающихся 8—10-лучевыми зонтиками. Число стеблевых листьев — 8—10, сырой вес побега — 10—15 г. Побеговая часть подземных органов представлена одноглавым ортотропным корневищем длиной 3—5 см и 0.6—0.8 см в диаметре (рис. 1, *А*). Почки возобновления мелкие и не трогаются в рост после отмирания репродуктивного побега. Иногда в результате преждевременного отмирания верхушечной почки трогаются в рост одна или две боковые почки, но и в этом случае образование репродуктивных побегов ведет к отмиранию растения. Базальная часть главного корня расширена до 1 см в диаметре. От нее отходят 4—6 крупных боковых корней до 6 см длиной. Ярко выражена поперечная морщинистость вследствие контрактильности корней. Главный корень достигает 7—10 см в длину. На поперечном срезе корневища хорошо видны узкие годичные кольца и широкий слой механической ткани. У особей, найденных на следующий год после цветения, еще сохраняются полуразрушенные подземные органы: боковые корни отмирают полностью, у корневища и главного корня слущивается перидерма, отмирают первичная кора, флоэма и большая часть ксилемы и остается только корпус, образованный мощным слоем либриформа. Длительность онтогенеза составляет 5—6 лет. Изредка в ценопопуляциях встречаются особи, развивающиеся по дикарпическому типу. Они способны регенерировать повторно через 1—2 года с последующим отмиранием.

Таким образом, для монокарпической биоморфы характерно развитие мощных надземных органов в сочетании с высокими темпами онтогенеза.

Олигокарпическая биоморфа

Эта биоморфа характеризуется неоднократным (3—4) цветением в течение онтогенеза. В низкогорных и среднегорных районах Алтая в менее благоприятных для вида условиях, а также в ценозах, подвергающихся антропогенному воздействию, володушка многожильчатая развивается по олигокарпическому типу. Такие ценопопуляции характерны для злаково-разнотравных остепненных суходольных лугов, приуроченных к выположенным участкам в нижней части склонов. В травостое доминируют *Carum carvi* L., *Alchemilla vulgaris* L., *Potentilla chrysantha* Trev., *Polygonum alpinum* All., *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag., *Sanguisorba officinalis* L. В таких ценозах проективное покрытие володушки достигает 10—15 %. С меньшим обилием (около 3—5 %) она растет на закустаренных остепненных лугах в верхних частях крутых склонов северо-западной и западной экспозиции. Здесь доминируют *Spiraea trilobata*, *Caragana pygmaea* (L.) DC., *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *Polygonum bistorta* L., *Galium verum*, *Carex macroura* Meinsh., *Polygonum alpinum*, *Poa sibirica* Roshev. В этих условиях взрослые особи имеют менее крупные размеры, обычно они несут 2—3 репродуктивных побега высотой 45—60 см и 1—2 вегетативных — высотой около 30 см. Репродуктивные побеги ветвятся слабо, несут 3—4 боковые ветви; сырой вес побега — 6—7 г. Побеговая часть подземных органов представлена 2—3-главым корневищем (рис. 1, *Б*). Главная ось корневища достигает 3—4 см в длину и 0.4—0.5 см в диаметре. После первого перевершинивания от апикального конца, реже от середины главной оси отходят 2—4 боковые ветви. Часто наблюдается ветвление корневища в прегенеративный период,

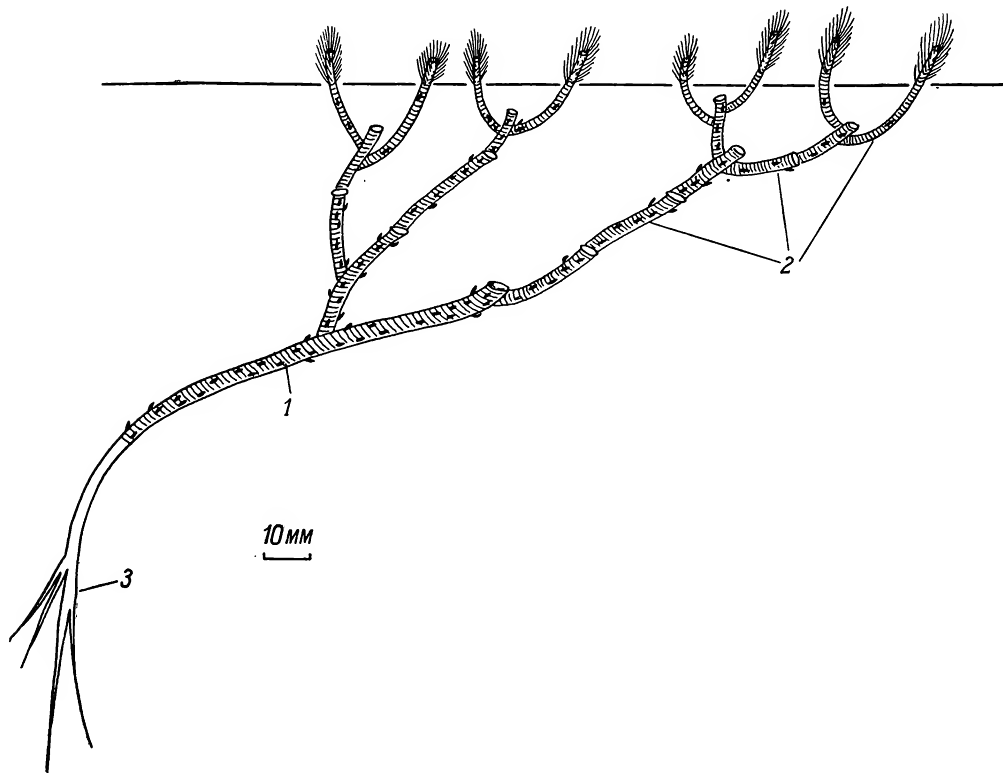


Рис. 3. Строение подземных органов володушки многожильчатой.
Поликарпическая биоморфа. Обозначения те же, что на рис. 1.

но образующиеся боковые ветви слабые и существуют недолго. Максимальный порядок ветвления — 3—4. Главный корень достигает 4—7 (12) см в длину и 0.4—0.6 см в диаметре у основания. Базальная часть главного корня утолщена, от нее отходят 3—5 боковых корней длиной 5—7 см. Анатомическое изучение показало, что особи зацветают в 5—6 лет. Цикл развития монокарпических побегов — 2—3 года. Длительность онтогенеза составляет 8—10 (12) лет.

Таким образом, у особей олигокарпической биоморфы снижение темпов онтогенеза сопровождается образованием нескольких надземных побегов средней мощности.

Поликарпическая биоморфа

Основной признак этой биоморфы — многократное цветение в течение онтогенеза. На Алтае эта биоморфа володушки многожильчатой встречается только в высокогорном поясе. Такие популяции изучались нами в верховьях р. Щебнюхи (приток р. Кумир) на высоте 1900—2000 м над ур. м. Володушка растет на остепненных альпийских лугах (обилие 2—3 %), приуроченных к крутым склонам световой экспозиции, где доминируют *Carex atterima* Hoppe, *C. stenocarpa* Turcz. ex V. Krecz., *Thermopsis alpina* (Pall.) Ledeb., *Dracocephalum altaiense* Laxm., *Galium verum*, *Anemonastrum crinitum* (Juz.) Holub. Взрослые особи имеют 1—2 репродуктивных и большое число (6—10) вегетативных побегов. Репродуктивные побеги слабые неветвистые высотой 18—25 см, несут 3—5 стеблевых листьев, имеют 1 (реже 2) 3—4-лучевых зонтика. Побеговая часть подземных органов представлена многоглавым рыхлым корневищем, покрытым остатками отмерших листьев, и глубоко уходящим в почву главным

корнем (рис. 3). Главная ось корневища нарастает плагиотропно и достигает 7—11 см в длину при толщине 0.3—0.5 см, несет большое число (15—20) почек возобновления. На апикальном конце главной оси располагается 4—6 крупных боковых ветвей, которые длительно ветвятся по типу монохазия. По мере старения боковые ветви начинают ветвиться по типу дихазия. Длина боковых ветвей корневища 10—12 см при толщине 0.3—0.4 см. Максимальный порядок ветвления 6—8; цикл развития монокарпических побегов составляет 3—4 года. Вследствие слабой контрактильности корней утолщение и морщинистость базальной части главного корня не выражены. Главный корень уходит в глубь почвы на 10 (20) см. У некоторых особей наблюдается другой вариант строения корневища: главная ось нарастает ортотропно и достигает 1—1.5 см в длину и 0.7—0.8 см в диаметре. В этом случае хорошо выражена переходная зона между корневищем и главным корнем.

Изучение анатомии подземных органов показало, что вторичная ксилема корневища разделена сердцевинными лучами на большое число секторов. Деятельность камбия ослаблена. Годичные кольца ксилемы узкие с небольшими промежутками поздней паренхимы. Межпучковый камбий образует не сплошные слои, а участки либриформа, которые в первую очередь подвержены некрозу (рис. 2, *Б*). Первичная кора, флоэма и периферийная часть ксилемы содержат большое число смоляных ходов. Доля первичной коры и флоэмы невелика вследствие слабого развития паренхимных тканей. В возрасте 15—20 лет наблюдаются признаки старения подземных органов: прекращается рост боковых ветвей, слущивается перидерма, отпадают почки возобновления, образуется дупло в базальной части корневища. Длительность онтогенеза составляет 22—25 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 286 с. — *Горбалева Г. Н., Якубова А. И.* Биологические особенности некоторых сибирских видов рода *Bupleurum* L. // Тез. докл. на Всесоюз. совещ. по вопр. изуч. и освоения раст. ресурсов СССР. Новосибирск: Наука, 1968. С. 57—58. — *Израильсон В. Ф.* Эколого-морфологические особенности некоторых сибирских видов володушки (*Bupleurum* L.) // Эколого-морфологические и биохимические особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. С. 101—115. — *Козо-Полянский Б. М.* Исчисление русских видов рода *Bupleurum* L. // Тр. импер. Ботан. сада Петра Великого. 1915. Т. 30, вып. 2. С. 135—333. — *Куминова А. В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во Сиб. отд-ния АН СССР, 1960. 450 с. — *Лившиц Н. С., Фетисов А. А.* Противовоспалительные и противоожоговые свойства водорастворимого Р-витаминного препарата для инъекций из володушки многожильчатой (*Bupleurum multinerve*) / Новые лекарственные препараты из растений Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. Всесоюз. конф. Томск, 1986. С. 88—89. — *Линчевский И. А.* Род *Bupleurum* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 16. С. 275—349. — *Некратов Н. Ф.* К биологии родиолы розовой // Исчезающие, редкие и слабо изученные растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны: Тез. докл. регион. конф. Барнаул, 1987. С. 18—19. — *Нухимовский Е. Л.* Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях их произрастания. 4. *Bupleurum multinerve* DC. // Раст. ресурсы. 1978. Т. 14, вып. 1. С. 37—46. — *Привалова В. Н.* Влияние буплерина на проницаемость капилляров при некоторых заболеваниях у детей // Эколого-морфологические и биохимические особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск: Наука, 1970. С. 269—271. — *Сахарова Н. А., Некратов Н. Ф., Михайлова С. И.* Определение возраста маральего корня // Тез. докл. IV регион. науч.-практ. конф. Биология: Молодые ученые и специалисты — народному хозяйству. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1983. С. 69—70. — *Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 170—189. — *Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И.* О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70, вып. 2. С. 67—82. — *Тимохина С. А.* Флора нагорных ксерофитов Алтая как источник для интродукции: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Томск, 1970. 26 с.

Научно-исследовательский институт
биологии и биофизики
при Томском государственном университете.

Получено 14 I 1988.

УДК 582.675.1 Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

И. Г. Гавриленко, П. Г. Горовой

О РАСПРОСТРАНЕНИИ *THALICTRUM YESOENSE* (*RANUNCULACEAE*) В СССР

I. G. GAVRILENKO, P. G. GOROVOY. ON THE DISTRIBUTION OF *THALICTRUM YESOENSE* (*RANUNCULACEAE*) IN THE USSR

Приводится характеристика морфологических признаков *T. yesoense* на основании первоописания и обсуждаются вопросы о распространении его на Курильских островах.

О произрастании в СССР *Thalictrum yesoense* Nakai впервые в отечественной ботанической литературе указано Д. П. Воробьевым (Воробьев, 1956). В «Определителе растений Дальневосточного края» (Комаров, Клобукова-Алисова, 1931) и во «Флоре СССР» (Невский, 1937) этот вид не упоминается, поэтому в статье Воробьева отмечен как новый для СССР со ссылкой на то, что «указывается для Шикотана» в работе M. Tatewaki (1940), и с оговоркой «вид нам не известен». Таким образом, новый для СССР вид был указан на основании изучения литературного источника без цитирования гербарных образцов, изученных автором вида и M. Tatewaki. Через 10 лет (Ворошилов, 1966) и позже (Воробьев и др., 1974) *T. yesoense* указывается для южных Курильских островов (Шикотан, Кунашир, Итуруп), и в ключах для определения видов приводятся следующие морфологические признаки *T. yesoense*: растение до 30 см выс.; соцветие ветвистое; листочки до 1 см дл., плотные, снизу сизые. На основании этих сведений было весьма затруднительно выявить родство *T. yesoense*, но позже В. Н. Ворошилов (1982) в ключе для определения дальневосточных *Thalictrum* приводит в синонимах *T. yesoense* японскую разновидность *T. foetidum* var. *glabrescens* Takeda и отмечает, что *T. yesoense* «указывается для Курил (юж.)».

В сводке «Сосудистые растения СССР» (Черепанов, 1981), в «Списке сосудистых растений советского Дальнего Востока» (Ворошилов, 1985), а также в работе «Флора острова Шикотан» (Алексеева и др., 1983) *T. yesoense* значится без каких-либо замечаний и пояснений. Для о-ва Кунашир (Алексеева, 1983) этот вид указывается со ссылкой на работу Tatewaki (1957) без описания конкретных местонахождений.

Описан *T. yesoense* в 1928 г. T. Nakai (Nakai, 1928). Сведения о признаках этого вида в отечественной литературе ограничены. Приводим характеристику морфологических признаков *T. yesoense* на основании диагноза автора вида. Растение до 40 см выс. с многолетним буровато-чешуйчатым корневищем. Стебли вальковатые (округлые), бороздчатые, голые. Листья в основании стеблеобъемлющие, тройчатосложные с триждыперистыми сегментами; листочки округлые или тупые 4—10 мм дл., 3—13 мм шир., сверху зеленые, морщинистые (с вдавленными жилками), снизу сизые с сетчатой поверхностью (выдающимися жилками); прилистники бурые, перепончатые, сросшиеся с черешками (2—3 см дл.). Соцветие облиственное, малоцветковое; цветоножки вытянутые, тонкие 1—3 мм дл.; чашелистики цельные, зеленые 3—4 мм дл., 2.5—3 мм шир.; тычиночные нити волосовидные, 4 мм дл.; пыльники желто-зеленые 2 мм дл., шиловидные; завязь продолговато-яйцевидная, сидячая с приросшим рыльцем.

Близкими к *T. yesoense*, по мнению автора вида, являются *T. minus* var. *nanum* Miyabe и *T. cultratum* Wall. Nakai при описании *T. yesoense* указывал, что выявленный им новый вид ранее ошибочно принимался за другие таксоны и это отражено в цитациях, которые приводятся ниже.

Thalictrum yesoense Nakai, 1928, Bot. Mag. Tokyo 42 : 6. — *T. minus* var. *nanum* auct. non Lecoyer: Miyabe, 1890, Mém. Boston Soc. Nat. Hist. 4 : 214; Boissieu, 1899, Bull. Herb. Boiss. 7 : 587; Matsumura, 1912, Ind. Pl. Jap. 2, pt. 2 : 124, excl. syn. — *T. minus* auct. non L.: Huth, 1897, Bull. Herb. Boiss. 5 : 1070, p. p. — *T. foetidum* auct. non L.: Boissieu, 1899, l. c. : 587.

Сведения о распространении *T. yesoense*, приведенные при описании вида, базируются на небольшом списке местонахождений: Курильские острова, Шикотан: N 9920, U. Faurie — typus (Herb. Drake-Castillo, P); Иезо (Хоккайдо), Otaru, N 3904, U. Faurie (P); N 1373, (Herb. Drake-Castillo, P); N 8070, (Herb. Drake-Castillo, P); Iwanai, N 7016, U. Faurie, (Herb. Drake-Castillo, P); Samani prov. Hidaka, Y. Tokubuchi (TI).

В японской флористической литературе название *T. yesoense* после описания сохранилось только в публикациях M. Tatewaki (1940, 1957). Японские ботаники (Tamura, 1953; Kitamura, Murata, 1964; Ohwi, 1965; Emura, 1972) считают, что *T. yesoense* следует отнести в синонимы *T. foetidum* var. *glabrescens* Takeda, которая отличается от *T. foetidum* отсутствием опушения и распространена в Японии на о-ве Хоккайдо. На Курильских островах *T. foetidum* var. *glabrescens* отмечена только в работе Tamura (1953).

При изучении дальневосточных василистников нами были просмотрены Гербарии LE, MHA, VLA, VILR, Сахалинского института морской геологии и геофизики, Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО АН СССР. Ни одного экземпляра, имеющего признаки *T. yesoense* или близкого к *T. foetidum*, собранного на Курильских островах, нами не обнаружено. Результаты полевых исследований на островах Итуруп, Кунашир, Шикотан также не подтвердили наличия этого вида на советском Дальнем Востоке. Определение растений, отнесенных в вышеперечисленных Гербариях к *T. yesoense*, показало, что они принадлежат к *T. minus* L. s. l. или к *T. sparsiflorum* Turcz. Таким образом, указание на произрастание *T. yesoense* (*T. foetidum* var. *glabrescens*) на территории СССР имеется только в первоописании вида и пока не подтвердилось.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Л. М. Флора острова Кунашир. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1983. 129 с. — *Алексеева Л. М., Туезова Н. Д., Черняева А. М.* Флора острова Шикотан (аннотированный список). Новоалександровск: Изд-во СахКНИИ, 1983. 74 с. — *Воробьев Д. П.* Материалы к флоре Курильских островов // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. 3 (5). Ботаника. 1956. С. 3—79. — *Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н.* и др. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л.: Наука, 1974. С. 178—179. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Ворошилов В. Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985. С. 139—200. — *Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н.* Определитель растений Дальневосточного края. Л.: Изд-во АН СССР, 1931. Т. 1. С. 553—563. — *Невский С. А.* Род Василистник — *Thalictrum* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 510—528. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Emura K. M. H.* Cytotaxonomical studies on the genus *Thalictrum* L. in Eurasia with special reference to Japanese species // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. Sect. 3. Botany, 1972. Vol. 11, N 3—4. P. 93—136. — *Kitamura S., Murata C.* Coloured illustrations of herbaceous plants of Japan. Osaka: Hoikusha, 1964. 297 p. — *Nakai T.* Notulae ad Plantas Japoniae ex Koreae XXXV // Bot. Mag. Tokyo. 1928. Vol. 42. P. 1—26. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington; Smithsonian inst., 1965. 1067 c. — *Tamura M.* Thalictra of Japan, Kuriles, Sachalin and Korea // Acta Phytotax. Geobot. 1953. Vol. 15, N 3. P. 80—88. — *Tatewaki M.* Report of the vegetation of the Island of Shikotan (in Japanese), 1940. — *Tatewaki M.* Geobotanical studies on the Kurile Islands // Acta Horti Gotoburg. 1957. Vol. 21. P. 43—123.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 26 VII 1988.

УДК 581.5 : 582.661 (575.3)

Ю. И. Молотковский, Г. К. Кинзикаева, Т. Ф. Кочкарева

SALSOLA PULVINATA (*CHENOPODIACEAE*) — ЭНДЕМИЧНЫЙ ВИД ВО ФЛОРЕ ПАМИРО-АЛАЯ

YU. I. MOLOTKOVSKY, G. K. KINZIKAYEVA, T. F. KOCHKARYOVA.
SALSOLA PULVINATA (*CHENOPODIACEAE*), AN ENDEMIC SPECIES IN THE PAMIRO-ALAI FLORA

Охарактеризованы особенности распространения *Salsola pulvinata* на хр. Ходжа-Казьян (Таджикистан). Приведен перечень основных сопутствующих длительновегетирующих видов.

В 1963 г. известным специалистом, систематиком маревых, В. П. Бочанцевым по нескольким экземплярам, собранным на западном склоне хр. Ходжа-Казьян, в 10 км к востоку от г. Шаартуз (Южный Таджикистан), был описан новый для науки, узкоэндемичный вид рода *Salsola* — солянка подушечная *Salsola pulvinata* Botsch. (Бочанцев, 1963). В Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР хранятся гербарные экземпляры этого вида, собранные еще А. Регелем 18—25 IV 1883 г. (только в вегетирующем состоянии) на восточном склоне хр. Ходжа-Казьян, между Кабадианом и Вахшем. Видимо, из-за отсутствия генеративных органов растение не было сразу описано как новый вид, а впоследствии, до сборов В. П. Бочанцева, новых находок не отмечалось.

Ближайшим родственным солянке подушечной видом является *Salsola persica* Bunge (северо-западный Иран); оба вида входят в подсекцию *Foliosae* Botsch. секции *Malpigipila* Botsch. рода *Salsola* L. (Бочанцев, 1969а, б). Солянка подушечная как очень редкий для СССР вид включена в «Красную Книгу СССР» (1985) и в «Красную книгу Таджикской ССР», готовящуюся к изданию.

В октябре 1975 г. таджикскими ботаниками Г. К. Кинзикаевой и Т. Ф. Кочкаревой была найдена популяция этого вида на хр. Ходжа-Казьян (гора Койпиоз-Тау) среди трагакантовой растительности из *Tragacantha devia*, *Cousinia albertoregelia* с единично разбросанными кустами *Cerasus verrucosa*, *Sageretia laetivirens* в пределах высот 1000—1500 м над ур. м. (Овчинников и др., 1977).

В 1979 г. нам удалось на западном склоне перевала Тешик-Таш на выходах известняков обнаружить третью популяцию солянки подушечной в пределах высот 750—800 м над ур. м. Среди опустыненных группировок шибляка из *Zygophyllum gontscharovii* насчитывается несколько десятков подушек солянки. Это самая нижняя точка ее распространения на хр. Ходжа-Казьян.

Четвертая популяция отмечена нами в 1979 г. на юго-западном склоне горы Така-Камар того же хребта, на выходах известняков (на высоте 800—900 м) и на гребне (на высоте 1300 м) возле единичного дерева арчи *Juniperus seravschanica* в ассоциациях разреженных трагакантников с кустами миндаля *Amygdalus spinosissima* и вишни *Cerasus verrucosa*.

Таким образом, солянка подушечная встречается отдельными популяциями в центральной части хр. Ходжа-Казьян, на протяжении примерно 30—40 км (начиная чуть южнее вершины Койпиоз-Тау и до перевала Тешик-Таш). Во всех популяциях отмечено много молодых и небольшое число отмерших и разрушающихся подушек, что свидетельствует о нормальном полночленном типе ценопопуляций (Работнов, 1950).

В таблице приводится перечень основных сопутствующих солянке подушечной длительновегетирующих видов всех 4 известных популяций.

Как видно из таблицы, большинство видов более или менее постоянно встречаются совместно с солянкой, достаточно хорошо приспособлены к про-

Видовой состав растений в различных популяциях солянки подушечной на хребте Ходжа-Казьян

Название растения	Известное местообитание, выс. 740—900 м над ур. м.	Гора Койпи-оз-Тау, выс. 1000—1300 м над ур. м.	Гора Така-Камар, выс. 800—1300 м над ур. м.	Перевал Тешик-Таш, выс. 750—800 м над ур. м.
Atraphaxis spinosa L.		+		
Polygonum bornmuelleri Litv.	+	+		+
P. pulvinata Kom.			+	
Hammada leptoclada (M. Pop.) Iljin	+	+	+	
Salsola arbusculiformis Drob.	+		+	
S. orientalis S. D. Gmel.	+		+	
Acanthophyllum subglabrum Schischk.	+	+	+	
Dianthus tetralepis Nevski		+		+
Silene stenantha[1] Ovcz.	+	+	+	+
Lepidium ferganense Korsh.	+			
Matthiola czerniakowskae Botsch. et Vved.	+	+	+	+
Amygdalus spinosissima L.	+	+	+	
Cerasus verrucosa (Franch.) Gontsch.	+	+	+	+
Astragalus kudrjaschevii Korov.			+	+
Tragacantha devia (Boriss.) Boriss.		+	+	
Zygophyllum gontscharovii Boriss.	+			+
Haplophyllum alberti-regelii Korov.		+		+
Sageretia laetivirens (Kom.) Gontsch.		+		
Acantholimon afanassievii Lincz.			+	
Solenanthus turkestanicus (Regel et Smirn.) Kusn.			+	
Gontscharovia popovii (B. Fedtsch. et Gontsch.) Boriss.	+	+		
Scutellaria chodja-kasianii R. Kam.	+	+	+	+
Scrophularia kabadianensis B. Fedtsch.		+		
Neogaillonia inopinata (Lincz.) Lincz.	+	+	+	+
Artemisia prasina Krasch. et Poljak.	+	+	+	+
Cousinia albertoregelia C. Winkl.		+	+	
Jurinea bucharica C. Winkl.	+	+	+	+

[1] Этот вид ранее приводился нами (Овчинников и др., 1977) под названием *S. plurifolia*.

израстанию на известняках и доломитах, поэтому создаваемые ими опустыненные сообщества шиблякового и трагакантового флороценотипов (Овчинников, 1957) могут быть индикаторами при обнаружении новых популяций солянки подушечной на изолированных хребтах южного Таджикистана в пределах высот 750—1500 м над ур. м.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочанцев В. П. Новые маревые из Таджикистана // Ботан. материалы Герб. Ботан. ин-та АН СССР. 1963. Т. 22. С. 96—97. — *Бочанцев В. П.* Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения // Бот. журн. 1969а. Т. 54, № 7. С. 990. — *Бочанцев В. П.* *Malpigipila* Botsch. — новая секция рода *Salsola* // Нов. сист. высш. раст. 1969б. Т. 6. С. 45—52. — *Овчинников П. Н.* Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана // Флора Таджикской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 1. С. 9—20. — *Овчинников П. Н.*, *Кинзикаева Г. К.*, *Кочкарева Т. Ф.* О редких и новых для флоры Таджикистана растениях // Докл. АН ТаджССР. 1977. Т. 20, № 5. С. 58—60. — *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 1. С. 465—483.

Институт ботаники АН ТаджССР,
Душанбе.

Получено 21 XII 1988.

УДК 581.9 (571.1) Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

О. В. Хитун

ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОТОПОВ ДВУХ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР НА ТАЗОВСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

O. V. KHITUN. FLORISTIC CHARACTERISTICS OF HABITATS IN TWO LOCAL FLORAS OF THE TAZOVSKY PENINSULA (THE WESTERN SIBERIA)

В 2 локальных флорах выделено 26 типов экотопов. Показана флористическая специфика и видовое богатство каждого типа. Верных для типа видов мало, активные виды несколько нивелируют специфику различных типов экотопов.

В июле—августе 1986 г. в составе ямальского отряда II Полярной экспедиции мною проводилось изучение локальных флор в 2 пунктах в подзоне южных гипоарктических тундр на Тазовском полуострове. Первый — в устье реки Лайяха (Л) на побережье Обской губы. Правобережье р. Лайяха — высокая (50—70 м над ур. м.) 4-я морская терраса, представляющая собой пологоувалистую хорошо дренированную равнину с сильным эрозионным расчленением, а левобережье — более низкая (до 40 м над ур. м.) 3-я морская терраса с более сглаженным рельефом. Второй пункт — в нижнем течении р. Пойловаяха (П), в восточной части полуострова — также представляет собой 3-ю морскую террасу и сходен по рельефу с левобережьем Л (Ребристая и др., 1989).

При общем однообразии и слабой расчлененности рельефа на развитие растительности особенно влияют микро- и нанорельеф, условия увлажнения и дренажа, снежный режим, экспозиция, по сочетанию которых выделялись типы экотопов. Сама растительность также создает специфику каждого экотопа и изменяет среду, так что нередко идентификацию экотопов я проводила по растительности, по тем характерным видам, которые составляют флористическое ядро каждого типа экотопов. В ряде же случаев растительность может иметь решающее средообразующее значение, определяя контраст условий на экотопах, сходных по местоположению (различие условий в зарослях кустарников и на их опушках на склонах долины). В большинстве случаев мы имели дело с биотопами, что ниже, как правило, не оговаривается.

Мною выделено 26 типов экотопов: 23 — в Л и 23 — в П. 20 типов аналогичны в обоих пунктах. В каждом типе экотопов делались геоботанические описания сообществ в 4—10 (до 30)-кратной повторности в зависимости от частоты встречаемости типа в районе. Типы экотопов (биотопов) обозначены арабскими цифрами (нумерация сквозная) с буквенными индексами «Л» и «П», показывающими географический пункт.

Парциальная флора (ПФ) каждого типа экотопов (Юрцев, 1982, 1987) рассматривается как объединение флористических списков конкретных контуров однотипных экотопов. Мною выделены виды, образующие флористическое ядро (ФЯ) каждого типа экотопов. Они распределены по 2 категориям: а — специфический элемент, образующий флороценотический комплекс (ФЦК) данного типа экотопов (Юрцев, 1982), состоящий из a_1 — видов с высокой верностью и константностью в данном типе или классе экотопов и a_2 — видов с высокой верностью, но встречающихся спорадически (в эту группу попали редкие виды, найденные 1—2 раза); b — константный, но не специфический элемент (виды с верностью 2 по шкале Браун-Бланке в основном высокоактивные (Юрцев, 1968)). Остальные виды, входящие в ПФ типов экотопов (с низкой верностью и константностью), в статье не перечисляются. Названия видов приводятся в соответствии с работой О. В. Ребристой с соавт. (1989) без упоминания авторов. В случаях, когда вид представлен в районе одним подвидом, название подвида опускается.

Тип 1^{Л} — вершины водораздельных увалов (плакоры) высотой 50—60 м над ур. м., где развиты различные варианты ерниково-осоково(*Carex arctisibirica*)-лишайниково-моховых и ерниково-кустарничково (в основном багульниково-)-осоково-лишайниково-моховых мелкобугорковатых тундр с редкими пятнами, задернованными печеночными мхами и водорослями. На пятнах — специфический набор верных видов (*Juncus biglumis*, *J. castaneus*, *Sagina intermedia*, *Epilobium davuricum*). Эти тундры отличаются друг от друга лишь количеством пятен и относительным преобладанием ерника или багульника, в одном из вариантов встречена дриада. В целом же флористический состав их практически одинаков. Высота ерника и кустарничков — 10—15 (20) см, их проективное покрытие — 30—40 %. Хорошо развит лишайниково-моховый покров из *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Dicranum elongatum*, *D. angustum*, *D. congestum*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum juniperinum*, *Hypnum plicatum*, *Cladina arbuscula*, *Cladonia uncialis*, *C. macroceras*, *Cetraria islandica*, *Peltigera aphthosa*, *Thamnolia vermicularis*.[1]

Очень редко на водоразделах попадаются участки кочкарных тундр с *Eriophorum vaginatum*. Несмотря на своеобразие нанорельефа, это обедненный вариант ерниково-моховых водораздельных тундр (в кочкарниках отмечено лишь 23 вида цветковых), где одним из доминирующих видов стала пушица.

Почвы на суглинистых водоразделах торфянистые, оглеенные, переувлажненные, кислые (pH_{H_2O} в верхнем горизонте почвы — 4.25—5.25, в более глубоких горизонтах кислотность несколько меньше), бедные обменными основаниями и калием. По своему химизму они сходны с описанными для южных тундр Таймыра (Чугунова, 1986: 170—171), но отличаются большей кислотностью.

Аналогичный тип 1^{П} описан из П — водоразделы с абсолютными высотами около 40 м с ерниково-кустарничково-осоково-мохово-лишайниковыми бугорковато-трещиноватыми редкопятнистыми тундрами, а более низкие (30 м над ур. м.) — с кустарничково-осоково-лишайниковыми (чаще всего алекториевыми и кладониевыми) тундрами. Мохово-лишайниковый покров хорошо развит, лишайников несколько больше, чем в Л.

Сводная парциальная флора типа 1^{Л} включает 51 вид, типа 1^{П} — 31, из них 23 вида составляют ФЯ: a_1 — [*Arctagrostis latifolia*],[2] *Eriophorum brachyantherum*, [*E. vaginatum*], *Juncus biglumis*, *J. castaneus*, *Luzula nivalis*, [*Betula exilis*], *Sagina intermedia*, *Epilobium davuricum*; a_2 — *Festuca brachyphylla*; b — *Calamagrostis lapponica*, *C. neglecta*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Carex arctisibirica*, *Salix glauca*, *Betula nana*, *Polygonum viviparum*, *Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Pedicularis lapponica*, *P. labradorica*.

Тип 2^{Л} — небольшие понижения на надпойменной террасе и в пойме с кочковато-бугорковато-западинными ерниково-кустарничково-осоково(*Carex arctisibirica*)-моховыми, часто с морошкой, тундрами, близкими по видовому составу к водораздельным, но более сырыми и, как правило, без пятен голого грунта. Мощная мохово-лишайниковая дернина состоит из *Peltigera canina*, *P. aphthosa*, *Cladina rangiferina*, *Cladonia macroceras*, *C. uncialis*, *Stereocaulon* sp., *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Dicranum angustum*, а в западинках встречаются *Calliergon cordifolium*, *C. sarmentosum*. Характерно сильное торфонакопление.

Тип 2^{П} — аналогичный, также с ерниково-морошково-мохово-лишайниковыми тундрами, но с несколько большим (чем в Л) количеством лишайников

---

[1] Мхи к описаниям определены Л. А. Волковой, лишайники — М. П. Андреевым, которым автор выражает глубокую благодарность.

[2] В квадратные скобки заключены виды высоковерные для всех типов одного класса или 2—3 типов разных классов.

(преобладают *Cladina alpestris*, *Cladonia macroceras*, *Cetraria islandica*, *C. nivalis*, *C. cucullata*, *C. delisei*). На левом берегу Пойловаяхи на таких участках террасы встречались отдельные экземпляры лиственниц и небольшие лиственничные редины.

Сводная ПФ типа $2^{л}$ — 28 видов, ФЯ — 21 вид, в П соответственно 24 и 21 вид: a_1 — [*Arctagrostis latifolia*], [*Carex rotundata*] (Л), [*Betula exilis*], [*Ranunculus lapponicus*], [*Andromeda polifolia*]; a_2 — [*Larix sibirica*] (П); b — включает все виды группы b типа 1, а также *Salix pulchra*, *Rubus chamaemorus*.

Тип 3: $3^{л}$, $3^{п}$ — шлейфы склонов долин реки и ручьев с кочковатыми ерниково-сфагновыми, ерниково-осоково(*Carex arctisibirica*, реже *C. globularis*)-моховыми, багульниково-ерниково-осоково-моховыми, ивняково(*Salix glauca*)-злаково-моховыми, иногда с морошкой, тундрами, довольно бедными по видовому составу. Ерник высотой 20—25 см, ива — до 40 см. Мощная моховая дернина из *Hylocomium splendens*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Dicranum elongatum*, *D. angustum*, *Brachythecium salebrosum*, *Sphagnum* sp. Проективное покрытие кустарничков составляет 30—40 (50) %, мхов — 90, лишайников — 15 %.

ПФ типа $3^{л}$ — 30 видов, ФЯ — 24, ПФ типа $3^{п}$ — 32 вида, из них 24 входят в ФЯ: a_1 — [*Arctagrostis latifolia*], [*Betula exilis*], [*Carex globularis*], [*Ranunculus lapponicus*], [*Pyrola grandiflora*]; b — все виды группы b типа 2, а также *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Stellaria peduncularis*, *Petasites frigidus*.

Тип 4: $4^{л}$, $4^{п}$ — торфянистые бугры плоскополигональных тундрово-болотных комплексов. На правобережье Л они изредка встречаются в понижениях на водоразделе, наиболее распространены на левобережье Л — в пойме и на низких (40 м над ур. м.) водораздельных увалах, а также в долине соседней реки Нюдя-Адлюр-Епоко. В П подобные бугры развиты и в пойме, и на надпойменной террасе, и в небольших понижениях на водоразделах. Бугры высотой обычно около 30 см (до 50 см), округло-прямоугольной формы, площадью от 6 до 25 $м^2$, торфянистые, с мощным лишайниково-моховым покровом, кочковатые, ерниково-багульниково-пушицевые (*Eriophorum vaginatum*), ерниково-морошково-моховые, багульниково-моховые и т. п. На террасе в П бугры более сухие, на некоторых пересохшие моховые кочки разрушаются. Бугры обычно занимают 50—70 % площади тундрово-болотного комплекса, мочажины между ними, как правило, довольно узкие (0.8—1.2 м). На буграх кустарнички покрывают 30—60, мхи — 95 % (наиболее распространены *Dicranum angustum*, *D. elongatum*, *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum juniperinum*).

Почвы на буграх торфянисто-глеевые, кислые (pH_{H_2O} — 4.05—4.35), верхние горизонты относительно богаты подвижными формами калия (K_2O) и фосфора (P_2O_5) (соответственно 60 и 40 мг/100 г почвы), а в надмерзлотном горизонте содержится относительно большое количество гумуса (4.22 %), что объясняется процессами «мерзлотной ретинизации» (Караваева, Таргульян, 1960).

Сводная ПФ типа $4^{л}$ — 24 вида, ФЯ — 21, типа $4^{п}$ — 30, в ФЯ входят 23 вида: a_1 — [*Arctagrostis latifolia*], [*Eriophorum vaginatum*], [*Carex globularis*], [*Luzula wahlenbergii*], [*Andromeda polifolia*], [*Chamaedaphne calyculata*] (П); a_2 — *Calamagrostis holmii*, [*Oxycoccus microcarpus*] (П); b — все виды группы b типа 1, а также *Poa arctica*, *Salix pulchra*, *Rubus chamaemorus*.

Тип 5: $5^{л}$, $5^{п}$ — кочковатые кустарничково-сфагновые верховые болота в долинах рек. Проективное покрытие мхов — 100 %, кустарнички — 20—30 %. Олиготрофный и бедный по флористическому составу тип.

ПФ насчитывает 22 вида (Л) и 20 (П), в ФЯ входят 12 видов: a_1 — [*Luzula wahlenbergii*], [*Salix myrtilloides*], *Saxifraga foliolosa*, [*Andromeda polifolia*], [*Chamaedaphne calyculata*]; a_2 — [*Oxycoccus microcarpus*], *Pinguicula vulgaris*;

b — *Salix glauca*, *Betula nana*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Pedicularis sudetica* subsp. *interioroides*.

Тип 6: $6^{л}$, $6^{п}$ — перегибы склонов, взлобки увалов, наиболее обдуваемые и с наименьшим снеговым покровом зимой, заняты пятнисто-трещиноватыми злаково-кустарничково-лишайниковыми тундрами. Растительность в основном сосредоточена по трещинкам, высота эрикоидных кустарничков, ивки (*Salix nummularia*) и березки — 2—5 см, они принимают простратные формы. Из лишайников преобладают *Cetraria cucullata*, *Bryoria nitidula*, *Cornicularia divergens*, *Sphaerophorus globosus*, *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Thamnolia vermicularis*. Из мхов наиболее обычны *Rhacomitrium lanuginosum*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Dicranum spadiceum*, *Ceratodon purpureus*.

Пятна голого грунта занимают от 30 до 50 % площади. Часть пятен покрыта тонкой пленкой из печеночных мхов (*Gymnomitrion corallioides* и др.) и водорослей. В основном пятна довольно мелкие (30×40 см). Общее проективное покрытие — 50—70 %, в зависимости от количества голых пятен покрытие кустарничков — около 30, лишайников — 30—50 %.

Сводная ПФ типа $6^{л}$ — 35 видов, 21 из них входит в ФЯ, типа $6^{п}$ — 32 вида, ФЯ — 20 видов: a_1 — [*Hierochloë alpina*], *Luzula confusa*, *Lloydia serotina*, [*Tofieldia coccinea*], *Minuartia macrocarpa*, *Pedicularis hirsuta*, *P. oederi* (Л); b — *Calamagrostis lapponica*, *C. neglecta*, *Trisetum spicatum*, *Festuca ovina*, *Carex arctisibirica*, *Salix nummularia*, *Betula nana*, *Polygonum viviparum*, *Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*, *Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Pedicularis labradorica*.

Тип 7 ($7^{л}$, $7^{п}$) — хорошо дренированные речные террасы и небольшие сухие участки приморской террасы (Л) с разнотравно-кустарничковыми, ивняково(*Salix glauca*)-разнотравно-кустарничковыми ассоциациями на неразвитых песчаных почвах (гумусированный горизонт — 2 см, ниже — песок). Общее проективное покрытие — 90 %, довольно много разнотравья (30 %) и злаков (15 %), но доминируют эрикоидные кустарнички и ивка (*Salix nummularia*) — 40 %. На речных террасах обнаружено несколько бореальных видов, находящихся на северном пределе своего распространения (особенно на террасе реки Нюдя-Адлюр-Епоко, устье которой в 10 км к югу от устья Лайяхи), в П на такой террасе была обнаружена *Salix viminalis* в виде одиночного куста высотой 2.5 м. Мхов и лишайников на таких террасах мало.

ПФ типа $7^{л}$ насчитывает 54 вида, ФЯ — 33, ПФ типа $7^{п}$ — 40 видов, ФЯ — 27: a_1 — [*Festuca rubra* ssp. *arctica*], [*Polygonum laxmannii*], [*P. bistorta*], [*Eremogone polaris*] (Л), [*Dianthus repens*] (П), [*Parnassia palustris*], [*Rubus arcticus*], [*Astragalus alpinus*], [*Hedysarum hedysaroides*], [*Pyrola grandiflora*], *Armeria maritima*, [*Euphrasia frigida*], [*Antennaria dioica*] (Л); a_2 — *Alopecurus alpinus* (Л*), [*Larix sibirica*] (П), *Luzula rufescens* (Л), *Salix viminalis* (П), [*Rumex acetosa*] (Л), *Vicia cracca* (Л*), *V. sepium* (Л*), *Valeriana capitata* (Л*), *Lactuca sibirica* (Л*); b — *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Calamagrostis neglecta*, *Festuca ovina*, *Luzula parviflora*, *Salix glauca*, *S. nummularia*, *Betula nana*, *Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*, *Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Antennaria villifera*, *Tanacetum bipinnatum*.[3]

Тип $8^{л}$ — теплые разнотравно-злаковые склоны-яры. Сборный тип, включающий сходные по условиям местообитания: хорошо прогреваемые, дренированные, рано освобождающиеся от снега злаково-разнотравные «вершинки» — бугры на осевой части коренного берега реки, средние и верхние части длинных (30—35 м) крутых склонов распадков коренного берега Обской губы с ивково(*Salix nummularia*)-злаково-разнотравными или разнотравно-злаковыми луговыми ассоциациями и подобные им склоны глубоких лощин —

[3] Звездочкой отмечены виды, найденные только на террасе р. Нюдя-Адлюр-Епоко.

овражных распадков на водоразделе (редко встречаются) с разнотравно-кустарничковыми (в том числе и дриадово-)-злаковыми ассоциациями. В этот же тип включены и такие же северные склоны, более холодные, они намного беднее флористически, но каких-либо специфических видов, не найденных на южных склонах, не имеют, на них больше роль кустарничков и лишайников. Склоны-яры — один из самых богатых типов экотопов, на них было найдено много редких видов, здесь находят экологический оптимум многие гипоарктические и гипоарктоальпийские виды. Из мхов на таких склонах встречаются в основном *Ceratodon purpureus*, *Hypnum lindbergii*, *Climacium dendroides*, *Bartramia ithyphylla*, *Pogonatum urnigerum*, *Funaria hygrometrica*, *Polytrichum jensenii*, *Pohlia cruda*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Hylocomium splendens*.

Тип $8^{п}$ представлен слабее, так как в этом районе более сглаженные формы рельефа и длинные крутые склоны редки. Здесь склоны-яры развиты лишь на хорошо прогреваемых выступах — буграх коренного берега реки с ивково-разнотравно-злаковыми ассоциациями. Мхов и лишайников на южных склонах также очень мало (5—7 %).

Почвы в этом типе супесчаные, реже суглинистые, дерновые, глубина протаивания до 110 см.

ПФ типа $8^{л}$ включает 68 видов, ФЯ — 44, ПФ типа $8^{п}$ — 53 вида, ФЯ — 35: a_1 — *Botrychium lunaria*, *Poa glauca*, [*Poa alpigena* subsp. *colpodea*], *Festuca rubra* subsp. *rubra*, *Minuartia rubella*, *Gastrolychnis angustiflora* subsp. *angustiflora*, [*Dianthus repens*] (П), *Draba hirta*, *Saxifraga cernua*, *Potentilla stipularis*, [*Rubus arcticus*], *Dryas octopetala* (Л), *D. punctata* (Л), *D.×vagans* (Л), [*Astragalus alpinus*], [*Hedysarum hedysaroides*] (Л), [*Conioselinum tataricum*] (Л), [*Euphrasia frigida*], *Pedicularis verticillata*, [*Campanula rotundifolia*], *Erigeron eriocalyx* (Л), *E. borealis*, *Crepis nigrescens*, *Taraxacum ceratophorum*, *Taraxacum macilentum*, *T. macroceras*; a_2 — *Poa alpina* (Л), *P. pratensis* (Л), *Minuartia verna* (Л), *Draba nivalis*, *Potentilla kuznetzowii* (Л), *Myosotis asiatica* (Л); b — *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Calamagrostis neglecta*, *Trisetum spicatum*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Festuca ovina*, *Luzula multiflora*, *Salix nummularia*, *Polygonum viviparum*, *Stellaria peduncularis*, *Ranunculus borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Antennaria villifera*, *Tanacetum bipinnatum*.

Тип $9^{п}$ ($9^{л}$ отсутствует) — крутые, осыпающиеся песчаные обрывы берега р. Пойловаяха. Этот отрезок берега изрезан глубокими распадками, по днищу которых песчаные отложения вымыты и теперь размываются при протаивании мерзлоты нижележащие суглинки (эти части не покрыты растительностью, а те небольшие, менее размываемые участки, где растения поселились, отнесены мною к типу суглинистых оползней). Здесь рассматриваются только выпуклые гребневидные склоны берега, зарастающие малоконкурентоспособными «пионерами»-эксплерентами. Эта растительность представляет раннюю стадию сукцессии — позднее на подобных выпуклых частях коренного берега поселяются кустарники (ольховник). ПФ типа $9^{п}$ включает 33 вида, ФЯ — 12: a_1 — [*Deschampsia glauca*], [*Poa alpigena* subsp. *colpodea*], [*Festuca rubra* subsp. *arctica*], [*Salix reptans*], *Descurainia sophioides*, *Artemisia tilesii*, *Tripleurospermum hookeri*; b — *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Polygonum viviparum*, *Stellaria peduncularis*, *Tanacetum bipinnatum*.

Тип 10: $10^{п}$, $10^{л}$ — песчаные раздувы, дюны на речных террасах, песчаные пляжи (рек, Обской губы). Здесь нет сомкнутого растительного покрова, а имеются отдельные особи или куртинки растений (в основном псаммофитов), постоянно заносимые песком. ПФ типа $10^{л}$ включает 32 вида, в ФЯ входят 19, ПФ типа $10^{п}$ — 24 вида, ФЯ — 15: a_1 — *Deschampsia obensis* (Л), [*D. glauca*], [*D. sukatschewii*], [*Poa alpigena* subsp. *colpodea*], [*Festuca rubra* subsp. *arctica*], [*Salix reptans*], *Rumex graminifolius*, [*Polygonum laxmannii*], *Cerastium arvense*, [*Eremogone polaris*] (Л), *Arabis septentrionalis* (Л),

Polemonium boreale; a_2 — *Honkenia peploides* (Л, на приморских песках); b — *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina*, *Antennaria villifera*, *Tanacetum bipinnatum*.

Тип $11^{Л}$ — короткие (7—12 м), крутые, хорошо прогреваемые, супесчаные склоны долин и лощинок на водоразделе, склоны — бровки озер, склоны невысоких холмиков — останцов в долине реки (в этот тип включены и более холодные, бедные флористически северные склоны), занятые разнотравно-кустарничковыми ассоциациями с небольшим количеством мелких мхов (*Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Conostomum tetragonum*) и лишайников (*Cetraria cucullata*, *Cladina arbuscula* и др.). Это наиболее богатый видами (70) тип, здесь встречено много редких видов.

Тип $11^{П}$ — такие же короткие супесчаные склоны широко распространены и в П, однако они значительно беднее (44 вида). Некоторые такие склоны поросли почти чистыми зарослями ерника высотой до 40 см, но большинство занято злаково-ерниково-кустарничковыми ассоциациями (высота кустарничков до 30 см), среди которых наиболее распространены голубичные.

Сводная ПФ типа $11^{Л}$ насчитывает 70 видов, ФЯ — 37, в типе $11^{П}$— соответственно 44 и 30 видов: a_1 — [*Equisetum pratense*], *Lycopodium lagopus*, *L. dubium*, [*L. alpinum*], [*Hierochloë alpina*], [*Tofieldia coccinea*], [*Polygonum bistorta*], [*Rubus arcticus*], [*Viola epipsiloides*], [*Pyrola minor*], *Linnaea borealis*, [*Campanula rotundifolia*], [*Solidago lapponica*], [*Antennaria dioica*]; a_2 — *Juniperus sibirica* (Л), *Juncus trifidus* (Л), [*Rosa acicularis*] (П), *Chamerion angustifolium* (Л), *Harrimanella hypnoides* (Л), *Arnica iljinii* (Л); b — все виды группы b типа 8, а также *Luzula parviflora*, *Salix glauca*, *Betula nana*, *Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Pedicularis labradorica*.

Тип 12: $12^{П}$, $12^{Л}$ — ольховники на склонах коренных берегов рек, на более выпуклых, дренированных участках. Ольха — мощный эдификатор, поэтому внешний вид и флористический состав закустаренных склонов практически одинаков в обоих районах. Более разреженные участки ольховника в основном княженично-вейниковые, более густые — адоксово-хвощевые, самые густые — мертвопокровные. В ольховниках много ветоши, неразложившегося опада. Высота кустов ольхи до 3 м, покрытие колеблется от 30 до 80 %. Имеется небольшое количество мхов (их покрытие менее 20 %): *Drepanocladus uncinatus*, *Brachythecium reflexum*, *B. sabulosum*, *B. erythrorhison*, *Plagiothecium denticulatum*, *Hypnum subplicatum*, *Polytrichum gracile*, *P. alpinum*, *P. juniperinum* *Pohlia nutans*, *Hylocomium splendens*.

Почва в ольховнике очень кислая (pH_{H_2O} — 3.80), слабогумусированная (1.5 %), супесчаная (или песчаная), нижние горизонты оглеенные.

ПФ типа $12^{Л}$ — 40 видов, ФЯ — 23, ПФ типа $12^{П}$ включает 45 видов, в ФЯ входит 21: a_1 — [*Equisetum arvense* subsp. *arvense*], [*Calamagrostis langsdorffii*], [*Trisetum sibiricum*], [*Salix lanata*], [*Alnus fruticosa*], [*Rubus arcticus*], [*Geranium albiflorum*], [*Viola epipsiloides*], [*Veronica longifolia*], [*Trientalis europaea*], *Adoxa moschatellina*; a_2 — *Equisetum sylvaticum* (Л), *Corallorhiza trifida*, *Gastrolychnis angustiflora* subsp. *tenella*, *Cardamine macrophylla*, [*Rubus humulifolius*] (Л); b — *Calamagrostis lapponica*, *C. neglecta*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Salix glauca*, *Stellaria peduncularis*, *Cerastium jenisejense*, *Polemonium acutiflorum*.

Тип 13: $13^{Л}$, $13^{П}$ — ложбинки по склонам коренных берегов рек, днища лощин вдоль ручьев заняты сырыми, проточными (хотя бы временно переувлажненными) хвощево-моховыми ивняками. Ивы образуют густые заросли высотой 1.5—2.5 м, иногда с ольхой. Наиболее сырым и бедным вариантом являются осоковые (*Carex concolor*) ивняки вдоль русел ручьев. Покрытие мхов — около 30 % (встречаются *Mnium rugicum*, *Brachythecium reflexum*, *B. salebrosum*, *Plagiothecium denticulatum*, *Isopterygion pulchellum*, *Calliergon cordifolium*, преобладает *Drepanocladus uncinatus*), разнотравья — 60, ивы — 50—80 %.

ПФ типа $13^л$ — 54 вида, ФЯ — 31, ПФ типа $13^п$ насчитывает 57 видов, 29 из них составляют ФЯ: a_1 — [*Equisetum arvense* subsp. *arvense*], [*Calamagrostis langsdorffii*], [*Trisetum sibiricum*], [*Carex concolor*], [*Salix lanata*], *S. phylicifolia*, *S. lapponum*, [*Stellaria crassifolia*], [*Trollius asiaticus*], *Chrysosplenium alternifolium*, [*Angelica decurrens*], [*Trientalis europaea*], *Myosotis palustris*, [*Veronica longifolia*], [*Galium brandegei*], [*G. uliginosum*]; a_2 — *Equisetum palustre*, [*Carex brunnescens*], [*C. cinerea*], *C. lapponica*, [*Stellaria palustris*], *Ranunculus monophyllus* (Л), *Lamium album* (Л); b — *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Luzula parviflora*, *Salix glauca*, *Cerastium jenisejense*, *Ranunculus borealis*, *Polemonium acutiflorum*, *Pedicularis sudetica* subsp. *interioroides*, *Petasites frigidus*.

Тип 14: $14^л$, $14^п$ — верховья лощинных цирков, пологие склоны лощин и долин заняты разнотравно-моховыми (чаще всего хилокомиевыми) ивняками, бедными по флористическому составу, на суглинистых, оглеенных, иногда сильно тиксотропных грунтах. Обычно довольно сухие. Ивняки более низкие, чем в типе 13, высотой около 1 м. Проективное покрытие ив — 40—60 %, разнотравья — около 15, мхов — 90 % (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Drepanocladus uncinatus*, *Aulacomnium palustre*). Из лишайников вкраплены в мох *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *P. malacea*, *Cetraria islandica*. ПФ типа $14^л$ включает 33 вида, типа $14^п$ — 31 вид, ФЯ состоит из 20 видов: a_1 — [*Trisetum sibiricum*], [*Salix lanata*], [*S. polaris*], [*Trollius asiaticus*], [*Geranium albiflorum*], [*Viola epipsiloides*], [*Veronica longifolia*]; b — *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Calamagrostis neglecta*, *Poa arctica*, *Festuca ovina*, *Luzula parviflora*, *L. multiflora*, *Salix glauca*, *Polygonum viviparum*, *Stellaria peduncularis*, *Ranunculus borealis*, *Polemonium acutiflorum*, *Pedicularis sudetica* ssp. *interioroides*, *Petasites frigidus*.

Тип 15: $15^л$, $15^п$ — подножия склонов, вогнутые участки на склонах, где скапливается довольно много снега, однако протаивают они довольно быстро, так как неплохо прогреваются. Это — нивальные экотопы, где развиваются мезофитные разнотравно-злаковые луга или ивково-(*Salix polaris*, *S. reticulata*)-разнотравно-мелкомоховые сообщества. Общее проективное покрытие — 95—100 %. Это один из наиболее богатых видами экотопов. Из мхов преобладают *Drepanocladus uncinatus*, *Polytrichum juniperinum*, *Dicranum majus*, встречаются также *Pohlia nutans*, *Pogonatum urnigerum*.

Почва дерновая, супесчаная (реже суглинистая), кислая (pH_{H_2O} в верхнем горизонте 4.80—5.00), относительно обогащенная калием (K_2O — 57 мг/100 г почвы) и азотом (0.2 %, в других экотопах — менее 0.1 %).

ПФ типа $15^л$ насчитывает 69 видов, ФЯ — 43 вида, в П соответственно 61 и 39 видов: a_1 — [*Lycopodium alpinum*], *L. selago*, [*Alopecurus pratensis*] (Л), *Carex tripartita*, [*Veratrum lobelianum*], *Salix reticulata*, [*S. polaris*], *S. hastata*, [*Trollius asiaticus*], *Ranunculus pygmaeus*, *R. nivalis* (П), *Saxifraga aestivalis* (П), [*Rubus arcticus*], [*Parnassia palustris*], [*Geranium albiflorum*], [*Pyrola minor*], [*Conioselinum tataricum*] (Л), *Pedicularis compacta*, [*Solidago lapponica*]; a_2 — *Sibbaldia procumbens*, *Viola biflora* (Л), *Vaccinium myrtillus* (Л), *Veronica alpina* (Л), *Epilobium alpinum* (Л), *Gnaphalium supinum*, *Taraxacum nivale* (Л); b — все виды группы b типа 14, а также *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Antennaria villifera*.

Тип 16: $16^л$, $16^п$ — суглинистые оползни на пологих склонах (свежая эрозия). Здесь развивается комплекс малоконкурентоспособных видов, быстро расселяющихся на освободившихся от растительного покрова участках минерального грунта. Среди них преобладают злаки. Сомкнутого растительного покрова нет. Интересно, что на оползне на склоне рядом с ольховником обнаружены массовые всходы *Alnus fruticosa*. Мхов практически нет, местами появляются *Pohlia gracilis*, *Campylium zemliae*, *Pogonatum urnigerum*, *Discelium nudum*, *Ditrichum cylindricum*.

ПФ типа $16^{Л}$ насчитывает 32 вида, 18 образуют ФЯ, ПФ типа $16^{П}$ — 42 вида, ФЯ — 16: a_1 — [*Alopecurus pratensis*] (Л), *Arctagrostis arundinacea*, [*Deschampsia sukatschewii*], [*D. glauca*], *D. borealis* (Л), [*Poa alpigena* subsp. *colpodea*], *Puccinellia sibirica*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Descurainia sophioides*, *Rorippa palustris* (П), *Tripleurospermum hookeri*, *Artemisia tilesii*; a_2 — *Phippsia concinna* (П), *Ranunculus glabriusculus* (Л), [*Senecio congestus*] (Л), *Taraxacum lateritium*; b — *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Calamagrostis neglecta*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Petasites frigidus*.

Тип 17: $17^{Л}$, $17^{П}$ — ольховники разреженные («парковые») на песчаных речных террасах. Своеобразие этого типа определяют редко расположенные шарообразной формы кусты ольховника высотой 2—3 м, растущего среди разнотравно-кустарничковой растительности террасы. Покрытие ольхи 5—15 (50) %. Из лишайников встречаются *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *Cladina arbuscula*, *Alectoria ochroleuca*, *Bryoria nitidula*, *Cornicularia divergens*, из мхов — *Drepanocladus uncinatus*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum majus*, *Aulacomnium palustre*.

В П есть более густой вариант ольховника на террасе, нередко мертвопокровный, иногда более сырой с *Carex concolor*, менее богатый флористически.

ПФ типа 17 насчитывает 48 видов, в ФЯ в Л входит 24, в П — 26 видов: a_1 — [*Calamagrostis langsdorffii*], [*Salix lanata*], [*Alnus fruticosa*], [*Rubus arcticus*], [*Viola epipsiloides*], [*Pyrola minor*], [*Conioselinum tataricum*], [*Solidago lapponica*]; a_2 — *Vaccinium myrtillus* (П), *Lonicera caerulea* (П), [*Aster sibiricus*] (П), *Hieracium tazenze* (Л); b — *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Calamagrostis lapponica*, *C. neglecta*, *Festuca ovina*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Luzula parviflora*, *L. multiflora*, *Salix nummularia*, *S. glauca*, *Cerastium jenisejense*, *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Tanacetum bipinnatum*, *Antennaria villifera*.

Тип 18: $18^{Л}$, $18^{П}$ — мочажины плоско-бугристых тундрово-болотных комплексов, сырые, иногда со стоячей водой, часто пушицевые (*Eriophorum polystachion*), осоково-пушицевые, обычно довольно узкие (около 1 м шириной). Очень бедные по видовому составу. Из мхов преобладают виды рода *Calliergon*.

ПФ типа $18^{Л}$ — 21 вид, типа $18^{П}$ — 16, ФЯ типа образуют 8 видов: a_1 — [*Eriophorum polystachion*], *E. russeolum*, [*Carex concolor*], [*C. rariflora*], [*C. rotundata*], [*Salix myrtilloides*]; b — *Salix pulchra*, *Petasites frigidus*.

Тип 19: $19^{Л}$, $19^{П}$ — травяно-осоковые болота в долинах рек, вдоль русел ручьев, в заросших старицах и озерных депрессиях. Болота различаются доминирующими видами осок (*Carex chordorrhiza*, *C. concolor*, *C. rariflora*, *C. rotundata*), есть болота с участием злаков (*Dupontia psilosantha*, *Hierochloë pauciflora*), есть практически двухвидовые — хвощево-вахтовые. Тип $19^{П}$ несколько беднее, чем $19^{Л}$. Интересной особенностью болот в долине П является почти полное отсутствие в них *Eriophorum polystachion* (в основном приурочена к мочажинам на водоразделах). Преобладают мхи сем. *Amblystegiaceae*: *Drepanocladus uncinatus*, *D. exannulatus*, *D. fluitans*, *Calliergon cordifolium*, *C. richardsonii*, *C. stramineum*, *C. megalophyllum*, а также *Mnium cinclidioides*, *Sphagnum squarrosum*, *Bryum pseudobryum*.

ПФ типа $19^{Л}$ включает 52 вида, в ФЯ входит 31, ПФ типа $19^{П}$ — 31, ФЯ — 26 видов: a_1 — *Dupontia psilosantha*, *Eriophorum medium*, [*E. polystachion*], *E. russeolum* (Л), *Carex chordorrhiza*, [*C. concolor*], [*C. rariflora*], [*C. rotundata*], [*Salix myrtilloides*], [*Stellaria crassifolia*], *Caltha palustris*, [*C. arctica*], [*Ranunculus pallasii*], [*Cardamine pratensis*], [*Comarum palustre*], *Epilobium palustre*, *Pedicularis sudetica* subsp. *albolabiata* (Л), [*Galium brandegei*] (Л), [*G. uliginosum*]; a_2 — *Equisetum fluviatile*, *Hierochloë pauciflora* (Л), [*Carex brunnescens*], [*C. cinerea*], *C. wiluica* (Л), [*Stellaria palustris*], *Menyanthes trifoliata*, *Pedicularis hyperborea*; b — *Calamagrostis neglecta*, *Salix glauca*, *S. pulchra*, *Pedicularis sudetica* subsp. *interioroides*.

Тип 20: $20^л$, $20^п$ — небольшие повышения в пойме и на надпойменных террасах. Эти участки несколько более выпуклые по сравнению с типом 2. На них развиты воронично-лишайниковые тундры — наиболее стабильные на террасах с мощным мохово-лишайниковым покровом из *Hylocomium splendens*, *Polytrichum juniperinum*, *Pohlia nutans*, *Pogonatum dentatum*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *C. islandica*, *C. delisei*, *Thamnolia vermicularis*, *Cladina stellaris*, *C. arbuscula*, *Cladonia coccifera*, *C. gracilis*, *Alectoria ochroleuca*, *Peltigera aphthosa*, *Ochrolechia frigida*.

ПФ типа 20 в Л состоит из 35, в П — из 25 видов, 18 видов входят в ФЯ: a_1 — [*Hierochloë alpina*], [*Deschampsia glauca*], [*Betula exilis*]; b — все виды группы b типа 1, а также *Antennaria villifera*.

Тип $21^л$ (в П не обнаружен) — заросшие травяно-моховыми сообществами оползневые цирки, начинающиеся в нижней части склона коренного берега реки. Сообщества, развивающиеся на этих экотопах, можно рассматривать как стадии сукцессии от суглинистых оползней к мезофитным нивальным лугам. Мхов немного (15—25 %): *Polytrichum juniperinum*, *Dicranum congestum*, *Rhytidium rugosum*, *Hylocomium splendens*, *Drepanocladus uncinatus*, *Ceratodon purpureus*, *Brachythecium mildeanum*.

ПФ типа 21 составляют 56 видов, 19 входят в ФЯ: a_1 — [*Alopecurus pratensis*], [*Carex tripartita*], *C. glareosa*, *Juncus arcticus*, [*Salix polaris*], [*S. hastata*], [*Trollius asiaticus*], [*Taraxacum ceratophorum*]; a_2 — *Comastoma tenellum*; b — *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Festuca ovina*, *Luzula parviflora*, *Salix glauca*, *S. pulchra*, *Polygonum viviparum*, *Ranunculus borealis*, *Polemonium acutiflorum*, *Petasites frigidus*.

Тип $22^л$ (в П не обнаружен) — несколько выпуклые мелкобугорковатые участки шлейфа коренного берега реки с разнотравно-ивково-ерниково-моховыми сообществами. Встречаются редко. Почвы супесчаные, торфянистые, слабокислые (pH_{H_2O} в верхнем горизонте — 5.85, в оглеенном — 6.10). Общее покрытие — 100 %, кустарнички — 30, мхи — 90 % (*Aulacomnium palustre*, *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum juniperinum*, *Dicranum angustum*, *D. elongatum*, *Pleurozium schreberi*), лишайники — 15—20 % (*Peltigera aphthosa*, *P. malacea*, *Cladina arbuscula*, *Cladonia cyanipes*, *C. amaurocraea*).

ПФ типа 22 насчитывает 38 видов, ФЯ — 23: a_1 — [*Salix reticulata*], [*Pyrola grandiflora*]; a_2 — *Saxifraga hieracifolia*; b — все виды группы b типа 20, а также *Poa arctica*, *Stellaria peduncularis*, *Pedicularis sudetica* subsp. *interioroides*, *Petasites frigidus*.

Тип $23^л$ (в П не обнаружен) — выпуклые незакустаренные участки в средней и верхней части склона коренного берега реки, типа опушек, занятые ерниково- (или багульниково)-осоково-моховыми тундровыми группировками. Хорошо развита мохово-лишайниковая дернина (*Drepanocladus uncinatus*, *Dicranum angustum*, *D. congestum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum juniperinum*; *Cladina arbuscula*, *C. stellaris*, *Cladonia macroceras*, *C. cornuta*, *C. cyanipes*, *C. amaurocraea*, *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *Lobaria linita*, *Cetraria islandica*, *C. laevigata*).

ПФ типа 23 насчитывает 29 видов, ФЯ — 13 видов: a_1 — [*Equisetum pratense*], [*Carex globularis*], [*Rubus arcticus*]; a_2 — [*Rubus humulifolius*]; b — *Calamagrostis neglecta*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Salix glauca*, *Betula nana*, *Stellaria peduncularis*, *Rubus chamaemorus*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Pedicularis lapponica*.

Тип $24^п$ (в Л не обнаружен) — песчаные берега мелких речек с глубоким врезом (хорошо прогреваемые, весной заливаемые талой водой) с прирусловыми разнотравными группировками. Мхов и лишайников практически нет. ПФ насчитывает 22 вида, ФЯ — 14 видов: a_1 — [*Equisetum pratense*], [*Calamagrostis langsdorffii*], [*Festuca rubra* subsp. *arctica*], [*Solidago

apponica], [*Campanula rotundifolia*], [*Antennaria dioica*]; a_2 — [*Rumex acetosa*], [*Rosa acicularis*], *Chamerion angustifolium*, *Aster sibiricus*; b — *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Vaccinium uliginosum*, *Tanacetum bipinnatum*.

Тип $25^{п}$ (в Л не обнаружен) — торфяные бугры (возможно, это остатки разрушившихся гидролакколитов) высотой 30—50 см, площадью 8—12 м², расположенные по краю болота вдоль шлейфа коренного берега реки. На них было найдено несколько редких видов. Сводная ПФ таких бугров — 40 видов, ФЯ составляют 13: a_1 — [*Rubus arcticus*], [*Geranium albiflorum*], [*Angelica decurrens*], [*Veronica longifolia*], [*Galium brandegei*], [*G. uliginosum*]; a_2 — *Cicuta virosa*, [*Senecio congestus*]; b — *Calamagrostis neglecta*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Stellaria peduncularis*, *Ranunculus borealis*, *Polemonium acutiflorum*.

Тип 26: $26^{л}$, $26^{п}$ — водоемы (озера, ручьи) и наилки, сырые берега. Очень своеобразный тип, где встречен сравнительно небольшой комплекс видов гидро- и гигрофитов. ПФ типа $26^{л}$ — 13 видов, $26^{п}$ — 15.

В данном случае ПФ и ФЯ совпадают: a_1 — *Arctophila fulva*, [*Carex concolor*], [*Caltha arctica*], *Ranunculus gmelinii*, *R. hyperboreus*, *R. pallasii*, [*Cardamine pratensis*], [*Comarum palustre*], *Hippuris lanceolata* (Л), *Hippuris vulgaris* (П); a_2 — *Sparganium hyperboreum*, *Ranunculus reptans* (П), *Myriophyllum spicatum* (П), [*Senecio congestus*]; b — *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Petasites frigidus*.

Флористическое сходство 2 локальных флор в целом велико — 85.5 %, а включение П в Л — 92.4 % (Ребристая и др., 1989), что сказалось и на сходстве ПФ и тем более ФЯ аналогичных экотопов. Однако, возможно, в силу того, что Л находится на более древнем участке (4-я морская терраса), она несколько богаче видами (215 видов в Л, 185 — в П), и экотопы в Л, как правило, более насыщены видами (уровень видового богатства в Л в среднем на 10 видов больше в каждом типе экотопов, чем в П). Исключение составляют некоторые очень специфические типы экотопов (мочажины, водоемы), плоские участки в долинах и ольховники, где число видов в парциальных флорах в обоих пунктах приблизительно одинаково.

Наиболее богатыми (в Л около 70, в П около 50 (61) видов) являются длинные крутые склоны-яры, короткие крутые склоны и нивальные местообитания (типы 8, 11, 15). Высоковерные виды играют в них существенную роль в сложении растительного покрова и составляют около 2/3 ФЯ. Эти экотопы характеризуются относительно небольшой площадью (по сравнению с водоразделами или плоскими участками в долине), однако это наиболее прогреваемые летом и хорошо укрытые снегом зимой участки. Здесь же встречено большинство редких видов из группы a_2. Менее богаты (40—57 видов), но также с большим комплексом верных видов типы 12 и 13 (ольховники — на склонах и ивняки — в ложбинках). Таким же уровнем богатства характеризуются и речные террасы (тип 7). Менее богаты (51 вид — в Л, 31 — в П), но высокоспецифичны по набору видов травяно-осоковые болота в долинах (тип 19), в них высоковерные виды составляют около 85 % ФЯ.

Типы 1, 2, 3, 4, 20 (водоразделы, шлейфы, плоские бугры, небольшие понижения или повышения в долине) приурочены к плоским поверхностям на вершинах увалов или в долине. Это наиболее обширные по площади экотопы с довольно суровыми условиями, бедные флористически (ПФ в среднем около 30 видов). В сложении растительного покрова на них основную роль играют высокоактивные в районе виды.

Наиболее бедны (ПФ включают 15—24 вида) сильноолиготрофные (тип 5 — верховые болота, тип 18 — мочажины) или очень специфические местообитания (типы 10, 26 — пляжи, водоемы), где растет комплекс специализированных видов и основную часть ФЯ составляют высоковерные виды.

В целом надо отметить, что видов высоковерных для типа экотопов мало, а в некоторых экотопах нет, в основном во флористическом ядре преобладают виды верные для класса флористически сходных экотопов или для 2—3 экотопов разных классов. В изученных локальных флорах достаточно велика интегрирующая роль активных видов, несколько нивелирующих специфику различных типов экотопов.

В заключение автор выражает благодарность О. В. Ребристой и Б. А. Юрцеву за ценные консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Караваева Н. А., *Таргульян В. О.* Об особенностях распределения гумуса в тундровых почвах Северной Якутии // Почвоведение. 1960. № 12. С. 36—45. — *Ребристая О. В.*, *Творогов В. А.*, *Хитун О. В.* Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 1. С. 22—35. — *Чугунова М. В.* Некоторые химические свойства тундровых почв района пос. Кресты (Западный Таймыр) // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 169—173. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 236 с. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 4. С. 3—22. — *Юрцев Б. А.* Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 13—28.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 28 II 1989.

УДК 581.132

Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

В. Л. Шмелева, И. Б. Ефимова

ПИГМЕНТЫ *FUCUS VESICULOSUS* (*PHAEOPHYTA*) И ЕГО ЭПИФИТОВ *CHLOROCHYTRIUM INCLUSUM*, *PSEUDOPRINGSHEIMIA FUCICOLA* И *ULOTHRIX PSEUDOFLACCA* (*CHLOROPHYTA*) НА ЛИТОРАЛИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

V. L. SHMELEVA, I. B. EFIMOVA. PIGMENTS OF *FUCUS VESICULOSUS* (*PHAEOPHYTA*) AND ITS EPIPHYTES *CHLOROCHYTRIUM INCLUSUM*, *PSEUDOPRINGSHEIMIA FUCICOLA* AND *ULOTHRIX PSEUDOFLACCA* (*CHLOROPHYTA*) OF THE BARENTS SEA LITTORAL

Определено содержание пигментов у представителя бурых водорослей-макрофитов фукуса пузырчатого на литорали южной части Баренцева моря. Определено количество пигментов в ткани фукуса и его обрастателей в расчете на сырую и сухую биомассу и на единицу площади таллома. По соотношению между хлорофиллами *a*, *b*, *c* в смешанных тканях рассчитывали степень обрастания фукуса зелеными водорослями. Сравнивается содержание пигментов в зимний и весенний периоды.

Определение содержания пигментов в растительных организмах, начатое в начале века В. Н. Любименко (1963), не теряет актуальности. Можно выделить три основных аспекта значимости информации о количестве пигментов в морских водорослях-макрофитах. Прежде всего она необходима для сравнительного анализа их роли в продукции прибрежных экосистем, учитывая, что содержание пигментов в фитопланктоне широко используется для этой цели. По изменению содержания и соотношения пигментов в сезонном и онтогенетическом аспектах можно судить о состоянии фотосинтетического аппарата, которое во многом определяет состояние всего растения. Как показано на высших растениях, коли-

чество и состав пигментов чутко реагируют на изменение внешних условий (Шмелева и др., 1976). Подобные работы проводятся и на морских водорослях (Ли, 1978; Ли, Титлянов, 1978). Однако до сих пор есть целые регионы, к которым относится и Баренцево море, где содержание пигментов в макрофитах не определялось. Температурные и световые условия этого региона можно отнести к экстремальным, поэтому исследования подобного рода здесь важны.

Fucus vesiculosus L. является одним из основных компонентов сообществ верхнего и среднего горизонтов литорали Баренцева моря. Определяя содержание пигментов в нем, необходимо учитывать, что он служит субстратом для развития целого ряда микроскопических водорослей-эпифитов. Зимой и весной среди них преобладают *Chlorochytrium inclusum* Kjellm., *Pseudopringsheimia fucicola* (Rosenv.) Wille и *Ulothrix pseudoflacca* Kjellm. (*Chlorophyta*). Они достигают значительного развития на слоевищах *Fucus vesiculosus*. Целью настоящей работы является определение количества хлорофиллов в тканях *F. vesiculosus* и сосуществующих с ним видов эпифитов. Поскольку бурая ткань фукуса-хозяина содержит наряду с хлорофиллом *a* хлорофилл *c* (сумма c_1+c_2), а зеленые водоросли-обрастатели — хлорофиллы *a* и *в*, возможна количественная оценка бурой и зеленой тканей по соотношению разных форм хлорофилла. Важно сравнить этот подход с традиционными методами прямого подсчета клеток и определения процента покрытия талломов фукуса эпифитами.

Объекты и методы

Исследование проводили в феврале—мае 1987 г. в губе Дальнезеленецкой (Баренцево море). В работе использовали свежесобранные экземпляры *F. vesiculosus* в возрасте 5—8 лет длиной 25—40 см (Максимова, 1980), обитающие на каменистой, защищенной от сильного прибоя литорали. В период исследования температура воды в море в среднем изменялась от 0 (февраль) до 2.5—3 °С (апрель—май). Величина падающей на поверхность воды солнечной радиации изменялась от 40—60 Дж/см^2 в сутки в конце января до 1050—1250 Дж/см^2 в сутки в конце апреля. Талломы фукуса дважды в сутки во время отлива подвергаются наряду с осушкой действию низкой температуры, доходящей зимой до —25 °С и ниже. Изменяется и достигающий поверхности таллома световой поток, уменьшаясь во время прилива и увеличиваясь во время отлива, особенно резко при прямом солнечном освещении в весенний период.

Из ветвей *F. vesiculosus* первого, второго и третьего года жизни делали высечки пробковым сверлом диаметром 6.3 мм. Схема отбора проб приведена на рисунке. На полученных высечках определяли степень развития эндофитов. В поле зрения микроскопа площадью 0.3 мм^2 при увеличении ×300 считали количество клеток *Chlorochytrium inclusum* и определяли степень развития *Pseudopringsheimia fucicola* по проценту покрытия поверхности *Fucus vesiculosus*. На каждой высечке просматривали по 30 полей зрения (по 15 на каждой стороне) и рассчитывали средние значения.

Для определения сухой массы высечки высушивали при 100—105 °С. Поверхностную плотность различных участков таллома фукуса высчитывали по количеству сырой или сухой массы в единице площади (мг/см^2). Для определения содержания

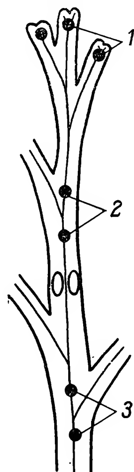


Схема отбора высечек из таллома фукуса.

1 — ветви первого года жизни, I участок; *2* — ветви второго года жизни, II участок; *3* — ветви третьего года жизни, III участок.

хлорофиллов *a*, *b*, *c* ($c_1 + c_2$) высечки растирали в 90%-ном ацетоне в присутствии $MgCO_3$ со стеклянным песком, содержимое количественно переносили в центрифужные пробирки и центрифугировали при 1000 об/мин в течение 10 мин. Спектры экстрактов записывали на спектрофотометре Specord UV VIS (Карл Цейс, Йена, ГДР). Концентрацию хлорофилла (Хл) *b* в экстрактах рассчитывали по D. Arnon (1949), а Хл *a* и *c* (c_1+c_2) — по S. Jeffrey, G. Hamphrey (1975) с последующим пересчетом на сырую и сухую биомассу и площадь таллома фукуса.

Результаты и обсуждение

Фукусовые являются основным компонентом растительности литорали Баренцева моря, биомасса *Fucus vesiculosus* в исследуемом районе в среднем составляет 7.5—8.5 кг/м² (Тиховская, 1948; Прохорова, 1979). В феврале на талломе фукуса среди бурых клеток корового слоя видны зеленые клетки микроскопических водорослей эндофитов. В основном это довольно крупные одиночные клетки *Chlorochytrium inclusum* и соединенные в нити более мелкие клетки *Pseudopringsheimia fucicola*. Нити развиваются в оболочках клеток фукуса и образуют своеобразную зеленую сеть. При небольшом увеличении под бинокуляром (×32) поверхность таллома макрофита, на которой расположены клетки эндофитов, отличается зеленоватой окраской от остальной бурой поверхности чистой ткани фукуса. Наиболее молодая ткань фукуса на ветвях первого года жизни не содержит эндофитов. На рисунке, где показана схема отбора проб, эта часть таллома обозначена как участок I. Ниже по таллому обрастание зелеными микроскопическими водорослями увеличивается. Ткань ветвей второго года жизни содержит небольшое число клеток эндофитов (II участок), еще ниже располагается сильно обросшая ткань ветвей третьего года жизни с бóльшим числом зеленых клеток (III участок). В феврале на II участке в одном поле зрения содержалось 6.4 ± 2 клетки *Ch. inclusum*. При этом не наблюдали достоверных отличий между двумя поверхностями таллома. На III участке в среднем содержалось по 10.3 ± 3.1 клеток в поле зрения.

Средний процент покрытия ветвей *Fucus vesiculosus* нитями *Pseudopringsheimia fucicola* на II участке составлял 12, а на III участке — 25 %. Так как при определении степени обрастания и содержания пигментов в расчете на сухую массу наблюдались некоторые различия между отдельными биологическими повторностями, целесообразнее сопоставлять данные, полученные в отдельном опыте на одном талломе.

В феврале содержание пигментов на соответствующих участках одного растения распределялось следующим образом (табл. 1). В чистой ткани фукуса на I участке отношение Хл *c* к Хл *a* составляло 0.16, что близко к среднему значению этой величины для всех зимних опытов 0.17 ± 0.02. Исходя из этого отношения можно рассчитать количество Хл *a* в ткани на II участке фукуса (0.42 : 0.16=2.63) и в зеленых клетках эндофитов (3.20—2.63=0.57), т. е. по соотношению пигментов определить соотношение между бурыми и зелеными клетками. Данные расчетов содержания зеленых клеток в смешанной ткани по визуальным наблюдениям хорошо совпадают с данными по содержанию пигментов. Так, по результатам определений, приведенных в табл. 1, в зеленых клетках на II участке содержится 18 % общего количества Хл *a*, а на III участке — 36 %. По визуальным наблюдениям общая площадь зеленых клеток на II участке составляет 20, а на III участке — 39 %. Учитывая меньшую трудоемкость и бóльшую точность определения пигментов по сравнению с визуальным подсчетом клеток, можно рекомендовать его использование при количественных анализах смешанных тканей.

Среднее значение количества пигментов в чистой ткани фукуса и смешанной ткани приведены в табл. 2. Содержание Хл *a* составляет около 1 мг в расчете

ТАБЛИЦА 1

Содержание пигментов в разных частях таллома *Fucus vesiculosus* в феврале

Часть слоевища	Хлорофиллы, мг/г сух. массы таллома				
	a	*b*	*c*	*a*	
	по данным эксперимента			по расчету	
				в бурой ткани	в зеленой ткани
I участок	3.50	0	0.56	3.50	0
II участок	3.20 (100 %)	0.25	0.42	2.63	0.57 (18 %)
III участок	3.11 (100 %)	0.50	0.32	2.00	1.11 (36 %)

на 1 г свежей массы в зимний период. Хлорофиллы c_1 и c_2, определяемые в сумме (Хл *c*), в чистой ткани фукуса составляют 17 % от содержания Хл *a*. В сухой биомассе бурой ткани Хл *a* составляет 0.35, а все хлорофиллы — около 0.4 %. На 1 дм^2 площади таллома приходится 5.4 мг Хл *a*, при этом надо учитывать, что коровой слой, содержащий клетки с хлоропластами, расположен с двух сторон таллома, поэтому данную величину при расчетах интенсивности фотосинтеза на единицу хлорофилла следует делить на два. Отметим, что в этот период наблюдаются высокие величины сухого остатка в биомассе фукуса — около 30 %. В апреле начинается интенсивный рост верхушечных побегов фукоидов, ткань обводняется, таллом становится более толстым. Снижается содержание хлорофилла в расчете на свежую и сухую биомассу, что можно объяснить накоплением в ткани запасных веществ и структур, связанных с формированием органов размножения. Снижается количество пигментов в расчете на единицу площади таллома, что может быть следствием растяжения клеток корового слоя и относительного уменьшения доли хлоропластов на поверхности таллома. Это, однако, не исключает увеличения содержания пигментов, например в расчете на один хлоропласт или на клетку, содержащую хлоропласты.

В расчете на сухую массу содержание пигментов на участках таллома с эндофитами в зимний период ниже, чем на чистых участках, что может быть связано с их различной поверхностной плотностью.

Более старые ткани содержат больше структурных элементов, обеспечивающих бóльшую прочность, необходимую для устойчивости к механическим повреждениям от прибоя, при этом доля поверхностных клеток, содержащих пигменты, в общей биомассе уменьшается, соответственно снижается относительное содержание пигментов. Однако в расчете на площадь количества Хл *a* в чистой ткани фукуса и в ткани, содержащей эндофиты, в зимний период почти не различаются. Содержание Хл *c* (мг/дм^2) в ткани с эндофитами ниже в 1.5 раза по сравнению с чистой тканью фукуса.

Во второй половине апреля наблюдения в световом микроскопе не показали значительных отличий по степени развития эндофитов по сравнению с зимним периодом, лишь несколько крупнее стали клетки и более разветвленными нити *P. fucicola*. В апреле на талломе фусуса начинает развиваться эпифит — зеленая нитчатая водоросль *Ulothrix pseudoflacca*. В конце апреля—начале мая поверхность фукуса в отдельных частях покрывается ворсом из нитей улотрикса 3—4 см длиной. Таким образом, в весенний период доля зеленых водорослей возрастает, что видно по двукратному увеличению Хл *b* в расчете на площадь.

В чисто-зеленой ткани *Ulothrix pseudoflacca*, снятой с таллома фукуса, содержалось в среднем 3.0 мг Хл *a* в расчете на 1 г сухой биомассы, а отношение Хл *b*/Хл *a* равнялось 0.41. Это значение ниже, чем измеренное нами на *Ulvaria obscura* из того же местообитания (0.61) и имеющееся в литературе для *Ulva fenestrata* в Японском море (Ли, 1978). Соотношение Хл *c*/Хл *a* колебалось в зави-

ТАБЛИЦА 2

Содержание пигментов в чистой ткани фукуса и в ткани, содержащей клетки зеленых водорослей

Время определения	Содержание хлорофиллов, мг								
	в 1 г сырой биомассы			в 1 г сухой биомассы			в 1 дм² площади таллома		
	a	*b*	*c*	*a*	*b*	*c*	*a*	*b*	*c*
Чистая ткань фукуса									
Февраль	0.98±0.06	0	0.16±0.04	3.50±0.30	0	0.58±0.20	5.41±0.73	0	0.91±0.19
Апрель—май	0.46±0.03	0	0.075±0.01	2.31±0.33	0	0.32±0.05	3.25±0.36	0	0.45±0.06
Ткань фукуса с эндофитами и эпифитами									
Февраль	0.93±0.15	0.12±0.04	0.10±0.03	2.52±0.52	0.32±0.13	0.29±0.07	5.21±0.79	0.57±0.13	0.60±0.16
Апрель—май	0.69±0.08	0.14±0.01	0.09±0.03	2.20±0.19	0.35±0.07	0.30±0.09	5.72±0.47	1.07±0.22	0.63±0.16

симости от сезона и вида ткани, но статистически достоверные отличия пока не установлены. В отдельных опытах определяли содержание пигментов в чистых бурой и зеленой тканях, затем ткани смешивали в определенном соотношении по биомассе и измеряли содержание пигментов в смеси. Получали хорошую сходимость результатов.

Соотношение по сухой биомассе между тканью фукуса и снятых с него эпифитов составляло 4 : 1. Расчет по содержанию пигментов в естественной смеси тканей показывает, что на долю эпифита может приходиться до половины Хл *a*.

Одной из характеристик слоевища макрофитов является поверхностная плотность — количество свежей или сухой биомассы, приходящееся на единицу площади таллома. У водорослей одного вида этот показатель может меняться в зависимости от возраста, места обитания, а также между различными частями одного таллома, подчиняясь определенной закономерности (Шмелева, 1986). Это необходимо учитывать при определении содержания различных веществ в биомассе, включая пигменты, а также при измерении фотосинтеза и дыхания. Поверхностная плотность может служить переводным коэффициентом для расчета общей поверхности талломов макрофитов при известной биомассе. Измерение поверхностной плотности таллома фукуса в зимний период показало, что для верхушечных участков эта величина в среднем составляет 49.1±3.8 мг сырой биомассы на 1 см², а для содержащей эндофиты — 58.4±3.4 мг/см² или 12.2±1.4 и 23.0±1.7 мг сухой биомассы на 1 см² соответственно. Сухой остаток в верхушечной ткани составлял 27.0±4.6, а в смешанной — 38.0±3.0 %. В весенний период сухая масса на единицу площади таллома возросла на верхушечных участках до 13.7±1.1 мг/см², на участках с обрастателями — до 31.4±2.7 мг/см². Аналогичные значения поверхностной плотности были получены для других фукоидов *F. distichus*, *F. serratus*. Сухой остаток в весенний период составлял 20—24 % на верхушках таллома и 30—34 % у смешанных тканей.

Полученные данные по содержанию пигментов находятся в пределах величин, найденных для высших растений, но сдвинуты в область меньших значений, которые характерны для видов, обитающих в экстремальных условиях (Маслова и др., 1987).

Сравнение с данными для *Laminaria saccharina* из того же места обитания (Шмелева, 1986) показывает большее содержание Хл *a* в расчете на единицу площади: у фукуса — 3.2—5.7, а у ламинарии — 1.2—2.2 мг/см². При расчете на сухую биомассу различия меньше.

Относительно невысокое содержание пигментов в ткани фукуса в расчете на сухую биомассу по сравнению с высшими растениями (Шмелева и др., 1976) можно отчасти объяснить тем, что весь метаболизм и фотосинтетические реакции, в частности, протекают у фукуса при низких температурах. Так как фотохимические реакции, связанные с пигментами, меньше зависят от температуры, чем темновые энзиматические, относительно небольшого количества пигментов достаточно, чтобы «обслужить» работающую с небольшой скоростью электрон-транспортную цепь фотосинтеза и последующие реакции. У организма, функционирующего при пониженной температуре, должно быть повышено содержание веществ-протекторов. Такими веществами могут быть белки, углеводы, жирные кислоты. Это увеличивает долю непигментированных веществ, приводя к относительно низкому содержанию пигментов в биомассе.

Рассматривая сообщество фукуса и его эндо- и эпифитов, можно говорить о некоторой целесообразности их сосуществования на уровне целых организмов, не касаясь взаимосвязи на клеточном уровне. Известно, что фотосинтетическая активность разных частей таллома *F. vesiculosus* (особенно в расчете на биомассу) значительно различается, резко снижаясь от апикальной зоны к базальной (King, Schramm, 1976a). Эти авторы также обнаружили, что скорость фотосинтеза при 15 °С у *F. vesiculosus* в 5 раз ниже, чем у *Ulothrix* sp. (King, Schramm, 1976b). Наши предварительные опыты по определению фотосинтеза и дыхания методом Винклера показали, что в конце апреля и начале мая при температуре 2—4 °С бурая ткань фукуса верхушек таллома и ткань в нижней части таллома с ворсом из нитчатых зеленых водорослей имели примерно одинаковую интенсивность дыхания (0.5—0.6 мг O_2/г сух. массы·ч). По интенсивности фотосинтеза эти участки также не различались. При этом фотосинтез чисто-зеленой ткани *U. pseudoflacca* был в 4—5 раз интенсивнее фотосинтеза чисто-бурой ткани фукуса из верхних частей таллома. Таким образом, если говорить о целом слоевище, то сообщество фукус и его эпифит имеет бóльшую продуктивность, чем необросший фукус, занимающий такое же пространство на субстрате и в водной толще. Учитывая, что в среднем зеленые морские водоросли показывают значительно бóльшие скорости фотосинтеза, чем бурые (King, Schramm, 1976a, b), можно говорить об экологической целесообразности обрастания фукусовых зелеными водорослями.

В определенные периоды, весной и в начале лета, зеленые водоросли, в основном нитчатые, покрывают литоральную зону сплошным слоем, укрепляясь на камнях, водорослях и других субстратах. Очевидно, что в этот период они играют важную роль в образовании органического вещества и кислорода. Вопросы взаимного влияния на метаболизм водоросли-хозяина и эндофитов, а также уникальной устойчивости фукусовых к резким изменениям внешних условий — предмет дальнейших исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Определитель водорослей дальневосточных морей. Зеленые водоросли. Л.: Наука, 1979. 145 с. — *Ли Б. Д.* Разделение, идентификация и количественное определение фотосинтетических пигментов макробентосных водорослей // Экологические аспекты фотосинтеза морских макроводорослей. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 38—54. — *Ли Б. Д., Титлянов Э. А.* Адаптация бентических растений к свету. III. Содержание фотосинтетических пигментов в морских макрофитах из разных по освещенности мест обитания // Биология моря. 1978. № 2. С. 47—55. — *Любименко В. Н.* Избранные труды. Киев: Изд-во АН СССР. 1963. 382 с. — *Максимова О. В.* Некоторые сезонные особенности развития и определения возраста беломорских фукоидов // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука, 1980. С. 73—78. — *Маслова Т. Г., Попова О. Ф., Слемнев Н. Н., Попова И. А.* Пигменты ассимилирующих органов растений Гоби (МНР) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 8.

С. 1082—1089. — *Прохорова С. А.* Распределение и запасы водорослей макрофитов в губе Дальнезеленецкая Баренцева моря // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу. Киев: Наук. думка, 1979. С. 105—106. — *Тиховская З. П.* Первичная продуктивность фукоидов в губах Восточного Мурмана // Тр. Мурман. биол. станции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. С. 164—188. — *Шмелева В. Л.* Распределение пигментов и фотосинтетической активности по площади таллома морской макроводоросли *Laminaria saccharina* // Физиология растений. 1986. Т. 33, вып. 6. С. 1062—1068. — *Шмелева В. Л., Рузиева Р. Х., Иванов Б. Н.* и др. Функциональная активность хлоропластов гороха, выращенного при различной освещенности // Физиология и биохимия культ. растений. 1976. Т. 8, № 6. С. 612—617. — *Arnon D. I.* Copper ensymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxydasa in *Beta vulgaris* // Plant Physiol. 1949. Vol. 24, N 1. P. 1—15. — *Jeffrey S. W., Hamphrey G. F.* New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c_1 and c_2 in higher plants, algae and natural phytoplancton // Biochem. Pflanz. (BBP). 1975. Bd 167. S. 191—194. — *King R. J., Schramm W.* Determination of photosynthetic rates for the marine algae *Fucus vesiculosus* and *Laminaria digitata* // Marine Biolog. 1976a. Vol. 37, N 3. P. 209—213. — *King R. J., Schramm W.* Photosynthetic rates of bentic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations // Marine Biology. 1976b. Vol. 37, N 3. P. 215—222.

Мурманский морской
биологический институт КФ АН СССР,
Дальние Зеленцы,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 IV 1988.

УДК 631.466+633.2.03 Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

Г. С. Антипина

ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

G. S. ANTIPINA. SOIL ALGAE IN MEADOW PHYTOCOENOSES

Рассмотрено распространение водорослей в дерново-подзолистых почвах сеяных злаковых лугов южной Карелии. Приведены данные о видовом составе, численности и биомассе почвенных водорослей. Показано, что при пастбищной дигрессии на выпасаемых участках лугов происходит обеднение почвенной альгофлоры и упрощение структуры почвенных альгосинузий.

Почвенные водоросли являются обязательным компонентом травяных биогеоценозов, в том числе лугов. Первые сведения о распространении водорослей в луговых почвах приводятся в работах Л. М. Зауера (1956), А. М. Матвиенко (1958), Э. А. Штиной (1959). Имеются альгологические характеристики почв лугов Кировской обл. (Носкова, 1967; Перминова, 1977), тундровых сеяных лугов Коми АССР (Перминова, Гецен, 1979) и ряда других районов страны. В последнее время группировки почвенных водорослей интенсивно изучаются в связи с воздействием на травяные биогеоценозы различных антропогенных факторов — орошения, выпаса, внесения удобрений и т. д. (Сайфуллина, 1980; Шушуева, 1985; Штина, Перминова, 1986).

Специальных исследований распространения водорослей в почвах лугов Карелии не проводилось, по этому вопросу есть лишь отдельные сведения (Перминова, 1977). Задачей данной работы являлось изучение флоры почвенных водорослей лугов, определение их численности, биомассы, а также выявление изменений почвенных альгосинузий, происходящих под влиянием пастбищной дигрессии луговых фитоценозов.

Материал и методика

Работа проводилась в 1986—1987 гг. в южной Карелии на суходольных сеяных лугах. Почвы лугов дерново-подзолистые глееватые и глеевые, по механическому составу супесчаные и среднесуглинистые. Агрохимические по-

казатели супесчаной почвы следующие: $pH_{сол.}$ 6.0—6.7, гумус 4.8 %, общий азот — 0.38 %, P_2O_5 — 36.2, K_2O — 21.0 мг/100 г почвы; суглинистой: $pH_{сол.}$ 5.4—6.2, общий азот — 0.35 %, P_2O_5 — 33.7, K_2O — 12.5 мг/100 г почвы (по данным Станции химизации сельского хозяйства Госагропрома КАССР). На исследованных сеяных лугах сформированы злаковые фитоценозы. Ассоциация Phleetum dactylosum развита на дерново-подзолистой супесчаной почве. Высота травостоя 70—80 см, общее проективное покрытие 80—100 %. Наряду с доминирующими видами злаков *Phleum pratense* L. и *Dactylis glomerata* L. в травостое присутствуют *Poa trivialis* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, реже *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. Среди лугового разнотравья распространены *Achillea millefolium* L., *Taraxacum officinale* Wigg. s. l. и ряд других видов. Бобовые (*Trifolium repens* L., *T. pratense* L.) отмечены редко. Ассоциация Festucetum poosum приурочена к дерново-подзолистой суглинистой почве. Доминируют *Festuca pratensis* Huds. и *Poa trivialis*, наряду с ними в травостое присутствуют *Deschampsia cespitosa*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis* L. Основные виды лугового разнотравья — *Alchemilla acutiloba* Opiz и *Ranunculus repens* L. Бобовые (*Trifolium repens*, *T. pratense*, *Lathyrus pratensis* L.) в травостое непостоянны. Общее проективное покрытие травостоя 90—100 %, высота 60—75 см.

Для изучения флоры водорослей образцы почв отбирали ежемесячно с мая по сентябрь. Видовой состав водорослей исследовали при прямом микроскопировании свежевзятой почвы и в культурах — почвенных со стеклами обрастания и в водных на среде Громова № 6 (Голлербах, Штина, 1969). Определение видового состава выполнено в 120 образцах почвы. Учет численности и биомассы водорослей проводили в мае—июле 1987 г. Для количественного учета использовали смешанные образцы почвы, составленные из 33 индивидуальных проб объемом по 3 $см^3$. Такие пробы отбирались рандомизированно почвенным буриком из поверхностного слоя почвы 0—1 см. Численность клеток определяли методом прямого счета с использованием люминесцентной микроскопии, биомасса — объемно-расчетным методом (Некрасова, Бусыгина, 1977).

Результаты и обсуждение

Альгофлора исследованных дерново-подзолистых почв разнообразна, в ее составе представлены 96 видов водорослей (см. таблицу).

Обязательным компонентом альгосинузий луговых почв являются синезеленые водоросли, причем основу их комплекса составляют разнообразные виды *Phormidium*. Постоянно в почвах лугов присутствуют виды-азотфиксаторы: *Nostoc paludosum*, *N. punctiforme*, *Anabaena variabilis*, *A. oscillarioides*. Наибольшим разнообразием в исследованных почвах — и супесчаных, и суглинистых — характеризуются зеленые водоросли. Характерной особенностью альгофлоры дерново-подзолистых почв лугов является видовое разнообразие *Chlamydomonas* (12 видов). Наиболее часто среди них отмечены *Ch. conferta*,

Состав водорослей дерново-подзолистых почв лугов

Почва	Число видов				Всего
	Cyanophyta	*Chlorophyta*	*Xanthophyta*	*Bacillariophyta*	
Супесчаная	13	32	20	12	77
Суглинистая	13	28	22	12	69
Всего	14	41	25	16	96

Ch. mucosa, *Ch. minima*. Значительным числом видов представлены хлорококковые, самыми константными из которых являются *Chlorococcum humicola*, *Chlorella vulgaris*, *Scotiella levicostata*. Среди нескольких видов зеленых нитчаток, распространенных в почвах лугов, наиболее обычен *Chlorhormidium flaccidum*. Кроме типично почвенных видов зеленых водорослей в альгосинузиях отмечены гидрофильные десмидиевые, например *Closterium striolatum*, *C. ulna*. Характерным признаком альгофлоры луговых почв является широкое распространение желтозеленых водорослей, преимущественно одноклеточных коккоидных форм — видов *Pleurochloris*, *Vischeria*, *Polyedriella*, *Ellipsoidion* и др. Комплекс диатомовых в луговых почвах формируют главным образом виды *Pinnularia* и *Navicula*. Надо отметить высокую встречаемость типичного почвенного вида *Hantzschia amphioxys* и форм этого вида. В суглинистой почве определены гидрофильные диатомеи — *Tabellaria fenestrata*, *Melosira ambigua* и др.

Специфическими для супесчаной почвы являются *Calothrix elenkinii*, некоторые виды *Chlamydomonas*, *Gloetila protogenita*, *Closterium kuetzingii*, *Cymbella helvetica*, для суглинистой почвы — *Synechocystis aquatilis*, ряд видов хлорококковых водорослей, *Closterium ulna*, *C. striolatum*, *Monodus coccomyxa* и др. Но многие виды водорослей распространены и в супесчаной, и в суглинистой почве; флоры водорослей этих почв сходны, что находит свое отражение в коэффициенте флористической общности Жаккара, равном 62 %.

Большинство видов водорослей в почвах лугов встречается спорадически. Не случайно виды, отмеченные более чем в половине исследованных проб почвы, составляют лишь $^1/_3$ флористического списка и только 12 видов водорослей (17 % списка) выявлены во всех без исключения пробах почвы. Это *Phormidium autumnale*, *Ph. tenue*, *Anabaena variabilis*, *Pseudoanabaena catenata* (*Cyanophyta*), *Chlorella vulgaris*, *Chlorococcum humicola*, *Coccomyxa solorinae*, *Chlorhormidium flaccidum* (*Chlorophyta*), *Pleurochloris anomala*, *P. magna* (*Xanthophyta*), *Pinnularia borealis*, *Hantzschia amphioxys* (*Bacillariophyta*). Приведенный список константных для исследованных альгосинузий видов не позволяет выделить какие-то особые, специфические только для луговых фитоценозов почвенные водоросли. Напротив, в нем представлены широко распространенные виды, входящие в состав почвенной альгофлоры различных типов фитоценозов (Голлербах, Штина, 1969; Штина и др., 1981).

Характерные особенности альгосинузий почв проявляются в комплексе доминирующих видов. При значительном видовом разнообразии альгофлоры луговых почв комплекс доминантов довольно ограничен. В дерново-подзолистой супесчаной почве в его состав входят синезеленые *Phormidium autumnale*, *Ph. tenue*, *Ph. inundatum* и типичный почвенный представитель диатомовых *Hantzschia amphioxys*, в качестве субдоминантов можно рассматривать *Stichococcus minor* и *Polyedriella helvetica*. Состав доминирующих видов в альгосинузиях суглинистой почвы несколько шире. Кроме *Phormidium autumnale* и *Hantzschia amphioxys* в него входят *Chlorococcum humicola* (*Chlorophyta*), *Pleurochloris anomala*, *Polyedriella helvetica* (*Xanthophyta*). Субдоминантами могут выступать *Phormidium tenue*, *Nostoc punctiforme*, *Vischeria stellata*.

Напочвенные разрастания водорослей, которые часто наблюдаются в травяных фитоценозах (Шушуева, 1985; Штина, Перминова, 1986, и др.), на исследованных лугах нами не отмечены. В альгосинузиях здесь представлены в основном виды, заселяющие как поверхность почвы, так и ее толщу. Наиболее разнообразная альгофлора присуща верхнему слою почвы 0—5 см. С глубиной число выявляемых видов значительно снижается, и уже на глубине 50 см нами отмечено только 6 видов водорослей: желтозеленые *Polyedriella helvetica* и *Pleurochloris anomala*, диатомовые *Hantzschia amphioxys*, *Pinnularia borealis*, *P. subcapitata*, *Navicula mutica*. Присутствие живых клеток водорослей в глубоких слоях почвы объясняется их способностью к миксотрофному питанию

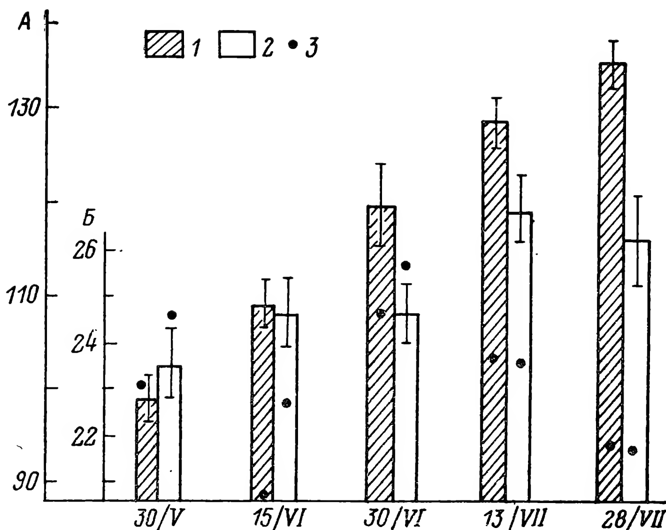


Рис. Динамика численности водорослей в дерново-подзолистых почвах, 1987 г. Показан доверительный интервал.

1 — численность водорослей в супесчаной почве, *2* — численность водорослей в суглинистой почве, *3* — значения влажности почвы. По оси абсцисс — даты наблюдений; по осям ординат: *А* — численность водорослей, тыс. клеток в 1 г абс. сухой почвы; *Б* — влажность почвы, %.

(Штина, Голлербах, 1976). Надо отметить, что распространение водорослей на лугах не ограничено почвой. Клетки водорослей обязательно присутствуют в луговой подстилке и на нижних частях стеблей трав. На этих субстратах зафиксировано 20 видов водорослей — главным образом зеленых и диатомовых. Вероятно, водоросли подстилки при определенных условиях способны переходить на миксотрофное или гетеротрофное питание и таким образом участвовать в разложении растительных остатков (Мирошниченко и др., 1972).

Численность водорослей в дерново-подзолистой супесчаной почве находится в пределах 100—140, в среднем составляя 120.3±5.5, в суглинистой — 100—120, в среднем 113.1±7.9 тыс. клеток в 1 г абс. сухой почвы. Показатели количественного развития водорослей в почвах лугов довольно стабильны (см. рисунок). Достоверной зависимости между численностью водорослей и влажностью почвы нами не отмечено. Вероятно, это связано с тем, что влажность почв была довольно постоянной и не являлась в течение периода исследования фактором, лимитирующим рост водорослей в почве. Биомасса водорослей в почвах исследованных злаковых лугов невелика, в среднем при одномоментном определении составляет 0.01 мг в 1 г абс. сухой почвы или в пересчете на 1 га 1.3 кг. Полученные результаты значительно ниже по сравнению с некоторыми литературными данными (Штина, Голлербах, 1976; Перминова, Гецен, 1979; Штина, Перминова, 1986). Такое различие, вероятно, связано с тем, что на исследованных лугах, как было сказано выше, не наблюдались напочвенные разрастания, которые, в случае их развития, обеспечивают высокую численность и биомассу водорослей.

Отдельные участки лугов, на которых проводилось исследование, используются для выпаса. На них отчетливо выражена пастбищная дигрессия, которая проявляется в сбое травостоя, снижении общего проективного покрытия до 40—50 %, уплотнении поверхности почвы. Такие изменения растительного покрова и почвы влияют на почвенную биоту, в том числе на группировки водорослей. При этом на выпасаемых участках и супесчаной, и суглинистой почв изменения, происходящие в альгосинузиях, имеют сходный характер. Они выражаются прежде всего в значительном обеднении видового состава водорос-

лей: в супесчаной почве до 13—14, суглинистой — до 10—12 видов. Меняется и структура альгосинузий: из них полностью исчезают азотфиксирующие виды синезеленых, обычные в почвах невыпасаемых участков. Комплекс видов *Phormidium* сохраняется, и его относительная роль возрастает. В нарушенных почвах распространены преимущественно монадные и коккоидные зеленые (*Chlamydomonas*, *Chlorococcum*, *Chlorella*), желтозеленые (*Pleurochloris*, *Polyedriella*), диатомовые (*Hantzschia amphioxys*) водоросли. Надо заметить, что сходный набор из ограниченного числа банальных почвенных видов водорослей формируется в различных почвах, поверхность которых оказывается нарушенной при антропогенных воздействиях (Штина, Голлербах, 1976), виды *Phormidium* в их числе тяготеют к участкам обнаженной, лишенной растительного покрова почвы (Штина, Перминова, 1986). В результате таких изменений появляется флористическое различие между почвенными альгосинузиями контрольных и выпасаемых участков луга (значения коэффициента флористической общности Жаккара — 33 % для суглинистых и 37 % для супесчаных почв). В то же время для нарушенных участков суглинистой и супесчаной почв наблюдается обратное явление: видовой состав почвенных альгосинузий здесь сближается, флористическое различие уменьшается (значение коэффициента 73 % по сравнению с 62 % для невыпасаемых участков).

Аналогичный характер изменений почвенных альгосинузий показан для выпасаемых лугов Башкирии (Сайфуллина, 1980), степей Северного Казахстана (Шушуева, 1985), горных лугов Кавказа (Штина, Перминова, 1986). Пастбищная дигрессия, следовательно, изменяя свойства растительного покрова и почвы, становится формирующим фактором для почвенных альгосинузий. В почвах травяных биогеоценозов различных почвенно-климатических зон при этом наблюдаются сходные процессы обеднения состава водорослевых группировок и упрощения их структуры. В то же время по сравнению с литературными данными нами не отмечено статистически достоверного изменения количественных показателей почвенных альгосинузий на выпасаемых участках. Численность водорослей в нарушенной супесчаной почве составляет 132.1—152.3, суглинистой — 131.1—149.3 тыс. клеток в 1 г абс. сухой почвы.

Таким образом, в дерново-подзолистых почвах исследованных злаковых лугов распространены сложные по структуре и разнообразные по видовому составу альгосинузии, которые являются обязательным компонентом микроскопического населения луговых почв и подстилки. Пастбищная дигрессия на лугах приводит к обеднению почвенной альгофлоры и упрощению структуры водорослевых группировок.

Ниже приводится список видов водорослей дерново-подзолистых почв исследованных злаковых лугов. В скобках указаны почвы, в которых выявлены виды и внутривидовые таксоны: 1 — супесчаная, 2 — суглинистая.

Cyanophyta: *Synechocystis aquatilis* Sauv. (2), *Nostoc paludosum* Kütz. (1, 2), *N. punctiforme* (Kütz.) Hariot (1, 2), *Anabaena oscillarioides* Bory (1, 2), *A. variabilis* Kütz. (1, 2), *Calothrix elenkinii* Kossinsk. (1), *Pseudoanabaena catenata* Lauterb. (1, 2), *Phormidium ambiguum* Gom. (1, 2), *Ph. autumnale* (Ag.) Gom. (1, 2), *Ph. foveolarum* (Mont.) Gom. (1, 2), *Ph. inundatum* Kütz. (1, 2), *Ph. molle* (Kütz.) Gom. (1, 2), *Ph. tenue* (Menegh.) Gom. (1, 2), *Ph. uncinatum* (Ag.) Gom. (1, 2).

Bacillariophyta: *Melosira ambigua* (Grun.) O. Müll. (2), *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz. (1, 2), *Eunotia exigua* (Bréb.) Rabenh. (1), *E. monodon* Ehr. (1, 2), *Navicula mutica* Kütz. var. *mutica* (1, 2), *N. mutica* var. *nivalis* (Ehr.) Hust. (2), *N. mutica* var. *ventricosa* (Kütz.) Cl. (1, 2), *N. subtilissima* Cl. (1), *Pinnularia bolealis* Ehr. (1, 2), *P. major* (Kütz.) Cl. (1, 2), *P. mesolepta* (Ehr.) W. Sm. (2), *P. stauroptera* Grun. (1), *P. subcapitata* Greg. var. *subcapitata* (1, 2), *P. subcapitata* var. *hilseana* (Janisch.) O. Müll. (1, 2), *Cymbella helvetica* Kütz. (1), *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. var. *amphioxys* (1, 2), *H. amphioxys* var. *capitata* O. Müll. (1, 2), *H. amphioxys* var. *compacta* Hust. (1, 2), *H. amphioxys* var. *major* Grun.

(1, 2), *H. amphioxys* var. *elongata* Grun. (1), *Nitzschia amphibia* Grun. (2), *N. palea* Kütz. (1, 2), *N. subtilis* (Kütz.) Grun. (2).

Xanthophyta: *Pleurochloris anomala* James (1, 2), *P. commutata* Pasch. (2), *P. lobata* Pasch. (1, 2), *P. magna* Boye-Pet. (1, 2), *P. pyrenoidosa* Pasch. (2), *Botridiopsis arhiza* Borzi. (1, 2), *Ellipsoidion oocystoides* Pasch. (2), *E. perminimum* Pasch. (1), *E. regulare* Pasch. (1, 2), *E. solitare* Pasch. (1, 2), *Monodus chodatii* Pasch. (1), *M. coccomyxa* Pasch. (2), *M. subterranea* Boye-Pet. (1, 2), *Monallanthus brevicylindrus* Pasch. (1, 2), *M. gracilis* Pasch. (1), *Vischeria stellata* (Chod.) Pasch. (1, 2), *Polyedriella helvetica* Pasch. (1, 2), *Characiopsis minima* Pasch. (1, 2), *Ch. minor* Pasch. (1, 2), *Ch. minuta* Pasch. (1, 2), *Ch. minutissima* Pasch. (2), *Heterothrix bristoliana* Pasch. (1, 2), *H. exilis* Pasch. (1, 2), *Tribonema minus* (Wille) Hazen (1, 2), *T. vulgare* Pasch. (1, 2).

Chlorophyta: *Chlamydonomas atactogama* Korsch. (1, 2), *Ch. conferta* Korsch. (1), *Ch. elliptica* Korsch. (1), *Ch. globosa* Snow (1), *Ch. media* Klebs (1), *Ch. minima* Korsch. (1, 2), *Ch. mucosa* (Korsch.) Pasch. (1, 2), *Ch. oblonga* Anach. (1), *Ch. oblongella* Lund (2), *Ch. polychloris* Korsch. (2), *Ch. reinhardii* Dang. (1), *Ch. snowiae* Printz (1), *Radiosphaera sphaerica* (Korsch.) Fott (1, 2), *Hypnomonas ellipsoidea* Korsch. (2), *Chlorococcum humicola* (Näg.) Rabenh. (1, 2), *Bracteacoccus minor* (Chodat) Petrova (1, 2), *Dictyococcus irregularis* Boye-Pet. (1), *Kentrosphaera bristolae* G. M. Smith (1, 2), *Chlorochytrium paradoxum* (Klebs) G. S. West (2), *Characium acuminatum* A. Br. (1, 2), *Ch. naegeli* A. Br. (1), *Ch. ornithocephalum* A. Br. (2), *Chlorella minutissima* Fott et Novacova (1), *Ch. vulgaris* Beijer. (1, 2), *Scotiella levicostata* Hollerb. (1, 2), *Coccomyxa solorinae* Chod. (1, 2), *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Kütz. (1), *Keratococcus bicaudatus* (A. Br.) Boye-Pet. (2), *Chlorosarcina minor* (Gern.) Horndon (1, 2), *Ulothrix subtilissima* Rabenh. (1, 2), *U. variabibis* Kütz. (1, 2), *Chlorhormidium flaccidum* (Kütz.) Fott var. *flaccidum* (1, 2), *Ch. flaccidum* var. *nitens* Menegh. em Klebs (1, 2), *Gloeotila protogenita* Kütz. (1), *Stichococcus bacillaris* Näg. sens strict. (1, 2), *S. chodatii* (Bial.) Heer. (1, 2), *S. minor* Näg. (1, 2), *Cosmarium regulare* Schmidle (2), *Closterium kuetzingii* Bréb. (1), *C. peracerosum* Gay (1, 2), *C. striolatum* Ehr. (2), *C. ulna* Focke (2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голлербах М. М., *Штина Э. А.* Почвенные водоросли. М.: Наука, 1969. 227 с. — *Зауер Л. М.* К познанию водорослей растительных ассоциаций Ленинградской области // Тр. Ботан. ин-та. Сер. 2. 1956. Вып. 10. С. 33—174. — *Матвиенко А. М.* Почвенные водоросли окрестностей Харькова // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 8. С. 1108—1120. — *Мирошниченко Е. Д.*, *Новичкова-Иванова Л. Н.*, *Павлова Т. В.* и др. Ветошь и подстилка на суходольных лугах. II. Микробиологическая и химическая характеристика структурных фракций растительной массы // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 2. С. 211—220. — *Некрасова К. А.*, *Бусыгина Е. А.* Некоторые уточнения к методу количественного учета почвенных водорослей // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 2. С. 214—222. — *Носкова Т. С.* Сообщества водорослей некоторых почв Кировской области // Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей в СССР. Киров: Изд-во Киров. с.-х. ин-та, 1967. С. 53—58. — *Перминова Г. Н.* Водоросли как компонент фитоценозов естественных и сеяных лугов // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны. Пермь: Изд-во Перм. с.-х. ин-та, 1977. С. 23—27. — *Перминова Г. Н.*, *Гецен М. В.* Состав альгофлоры в целинных и подвергшихся освоению почвах // Биогеоценотические исследования на сеяных лугах в восточно-европейской тундре. Л.: Наука, 1979. С. 54—78. — *Сайфуллина З. Н.* Влияние выпаса на альгосинузию культурного поливного пастбища // Вопросы геоботаники и луговедения Башкирии. Уфа: Изд-во Башк. фил. АН СССР, 1980. С. 145—150. — *Штина Э. А.* Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области // Тр. Ботан. ин-та. Сер. 2. 1959. Вып. 12. С. 36—141. — *Штина Э. А.*, *Антипина Г. С.*, *Козловская Л. С.* Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л.: Наука, 1981. 269 с. — *Штина Э. А.*, *Голлербах М. М.* Экология почвенных водорослей. Л.: Наука, 1976. 142 с. — *Штина Э. А.*, *Перминова Г. Н.* Водоросли и микроорганизмы в почвах сенокосов и пастбищ и их функционирование // Продуктивность сенокосов и пастбищ. Новосибирск: Наука, 1986. С. 11—17. — *Шушуева М. Г.* Влияние выпаса на почвенные водоросли степных биогеоценозов // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1985. Вып. 2, № 13. С. 65—70.

Петрозаводский государственный университет. Получено 24 VIII 1988.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.893

М. Г. Пименов

AUTUMNALIA — НОВЫЙ ЭНДЕМИЧНЫЙ ДЛЯ СРЕДНЕЙ АЗИИ РОД СЕМЕЙСТВА *UMBELLIFERAE* С ДВУМЯ НОВЫМИ ВИДАМИ

M. G. PIMENOV. *AUTUMNALIA* — A NEW ENDEMIC FOR THE MIDDLE ASIA GENUS OF THE *UMBELLIFERAE* WITH TWO NEW SPECIES.

Описан новый род *Autumnalia* с двумя викарными видами, распространенными в низкогорьях западной части горной Средней Азии.

После проведения нами определенного упорядочения родовых границ среднеазиатских *Umbelliferae*, нашедшего отражение в «Определителе растений Средней Азии» (Пименов, 1983) и некоторых последующих публикациях, выделение новых родов этого семейства для Тянь-Шаня и Памиро-Алая, основанных на известных видах, если не прекратилось совсем, то по крайней мере сильно замедлилось. Описание же новых родов с одновременным описанием входящих в их состав видов всегда было довольно редким.

Поэтому столь неожиданной для нас была находка в апреле 1986 г. в горах Нуратау нового вида неясного тогда родового положения, предположительно близкого к *Ferula* L., но явно не близкородственного ни одной из известных секций рода. Хотя среди зонтичных Нуратау (при общем сравнительно небольшом числе видов семейства) есть очень интересные, таксономически довольно изолированные эндемики, неожиданность этой находки состояла и в том, что растение было найдено не в каком-либо труднодоступном районе, а на довольно низком перевале Кара-Карга через хр. Каратау, где проходит автомобильное шоссе Навои—Нурата. Сбор был повторен в апреле 1987 г., но в обоих случаях установить род растения не представлялось возможным, так как оно находилось в фазе розетки листьев; пластинки этих листьев столь своеобразны (рис. 1, *В*), что относительно новизны таксона на видовом уровне сомнений не возникало, но и данных для установления его родственных связей почти не было. Строение корневой системы, для которой характерно наличие клубневидных утолщений главного корня, довольно тонкого и вертикально уходящего в глубь субстрата, более всего напоминало некоторые виды рода *Ferula*, но подобная структура, как известно, встречается и у некоторых других аридных зонтичных. Ничего бесспорно близкого по рассечению листовых пластинок и строению корневой системы не описано ни во флорах среднеазиатских республик, ни во флорах южнее расположенных стран.

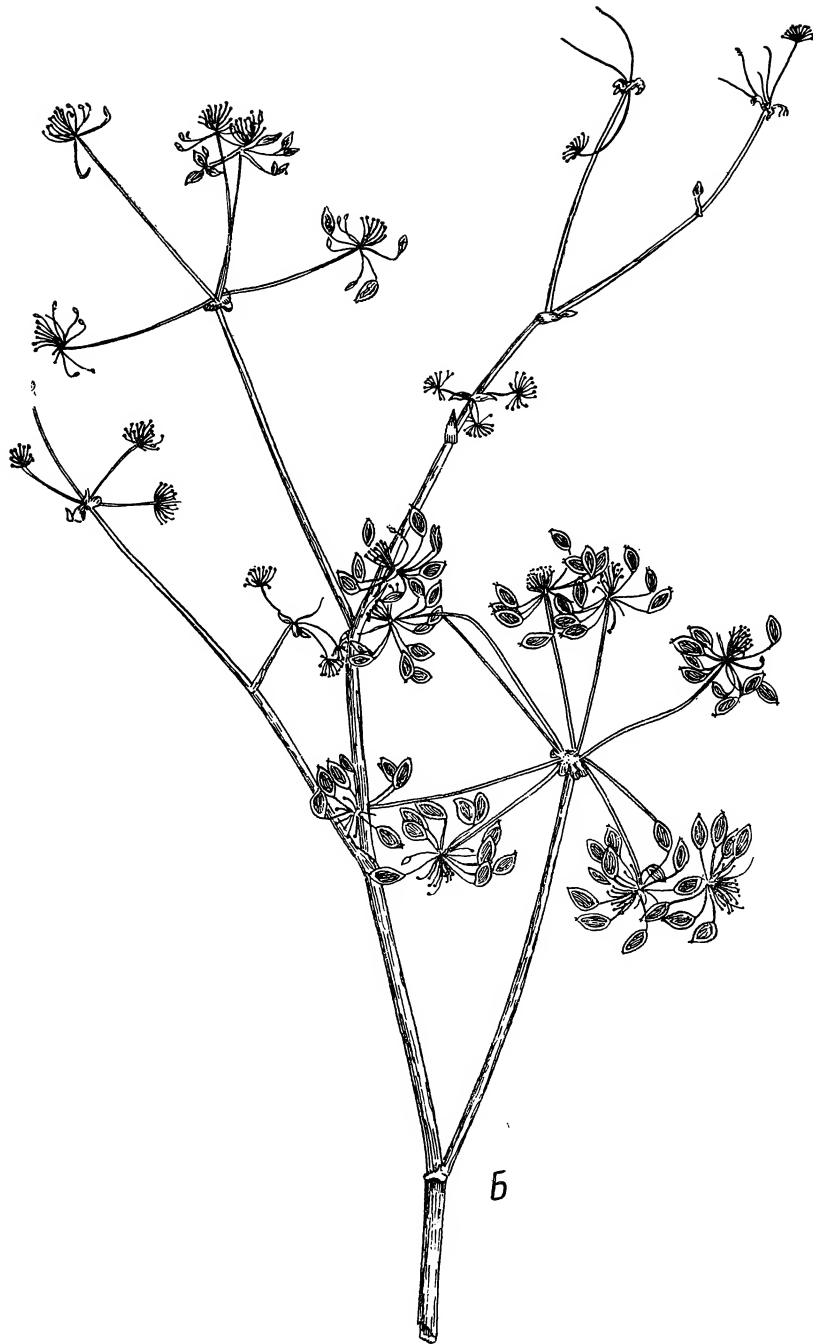
Затем в наше распоряжение была передана для определения гербарная коллекция *Umbelliferae*, собранная экспедицией Ботанического института АН СССР в составе В. П. Бочанцева, Н. П. Литвиновой и др. В этой коллекции было обнаружено другое весьма оригинальное растение из сем. *Umbelliferae*, собранное в Сырдарьинском Каратау, имеющее сходные по структуре листья и такое же строение корневой системы, как у растения с пер. Кара-Карга. Сходство листьев особенно проявляется в структуре черешков и черешочков, тогда как форма конечных долек у обоих видов хотя и похожа, но не идентична. У растений из



Рис. 1. Новые виды рода *Autumnalia*.

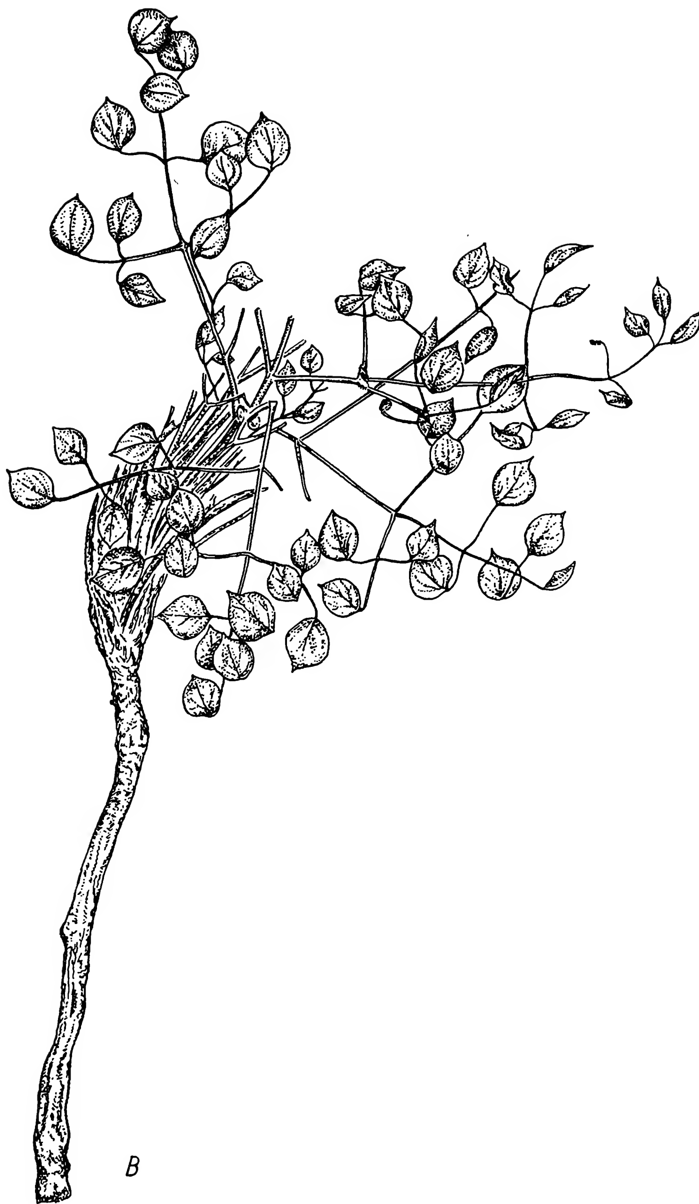
A — *A. botschantzevii*, вегетативный экземпляр;

Нуратау конечные дольки листьев яйцевидные или почти округлые с резко отграниченным остроконечием (рис. 1, *A*), а у растений из Сырдарьинского Каратау — широколанцетные или ланцетные (рис. 1, *B*), в обоих случаях резко отграниченные от тонких черешочков. Определить родовую принадлежность каратавского растения было нельзя по тем же причинам: и оно было собрано в фазе розетки листьев, как и растение с пер. Кара-Карга. Для выяснения родовой принадлежности найденных таксонов необходимы были сборы с репродуктивными органами, в первую очередь со зрелыми плодами.



Б — A. botschantzevii, часть соцветия;

В 1987 г. мы предприняли специальную поездку в Сырдарьинский Каратау с целью собрать плоды растения, впервые найденного В. П. Бочанцевым и Н. П. Литвиновой. Пришлось посетить район распространения вида дважды: сначала в июле, а затем в сентябре. Этот вид был найден нами не точно



В — *A. innopinata*, вегетативный экземпляр.

в том местонахождении, где его собрали первооткрыватели (окр. пос. Жиланды), но в той же части Боролдайских гор, т. е. на их западных отрогах. Когда мы посетили это местонахождение в июле, в разгар жаркого среднеазиатского лета, растительность отрогов Боролдая уже приобрела тусклый серо-зеленый аспект, и многие виды, в том числе почти все местные зонтичные, были уже в состоянии плодоношения, а их надземная часть засохла. Только интересовавший нас вид, оказавшийся на склонах гор Актас (долина р. Боролдай немного ниже так называемых «Боролдайских ворот») нередким, был преимущественно еще в фазе розеток, и лишь немногие экземпляры начали образование генеративных побегов.

Последние в лучшем случае достигали 15—20 см выс. Тогда стало понятно, почему это растение, распространенное в той части Сырдарьинского Каратау, которая многократно посещалась ботаниками, было впервые собрано так недавно, а сборов с цветками и плодами не было совсем. Растение с его необычным феноритмом «ускользало» от внимания исследователей.

Только во второй половине сентября, при повторном посещении гор Актас, удалось собрать полноценный материал для описания. В это время наблюдалось массовое плодоношение вида, хотя даже в этот позднеосенний период все еще почти не было зрелых плодов, а некоторые экземпляры продолжали цвести. Надо сказать, что из местных зонтичных только *Seseli turbinatum* Korov. имеет примерно тот же ритм развития и также был обнаружен в Сырдарьинском Каратау совсем недавно. Растения с таким ритмом, называемые гистерантовыми геофитами (Dafni et al., 1981), встречаются в аридных районах Древнего Средиземья в разных семействах, но в целом представляют собой довольно редкий феномен.

Наблюдения над рассматриваемым видом в природе в стадии цветения—плодоношения показали, что он не принадлежит к *Ferula*, так как имеет ряд несвойственных этому роду признаков в строении соцветия (рис. 1, *Б*). Анатомическое исследование зрелых плодов (рис. 2) и черешков (рис. 3) также показало, что растение с Сырдарьинского Каратау (следовательно, и новый вид из Нуратау, близость которого к каратавскому виду не вызывает сомнений) не может быть отнесено к *Ferula*. В частности, обоим рассматриваемым видам свойственно довольно редкое для зонтичных строение черешка. Хотя по расположению проводящих пучков (периферических и центральных) и колонок колленхимы эти таксоны не отличаются от многих родов, в частности рода *Ferula*, обращает на себя внимание наличие широкого кольца одревесневшей паренхимы в области периферических пучков. Такая особенность ранее была отмечена только для видов рода *Ferulago* Koch. Ниже мы описываем эти два вида в составе нового рода, которому даем название *Autumnalia*, учитывая его необычайный сезонный ритм развития. Новый род близок к *Ferula* в той же степени, как близки к последнему такие, например, таксоны, как *Eriosynaphe* DC., *Palimbia* Bess. и некоторые другие *Peucedaneae—Ferulinae*. По причинам, разъясненным выше, описание нового рода основано главным образом на признаках одного из видов, а именно каратавского *A. botschantzevii*. Второй вид — нуратавская *A. innopinata* — остается недостаточно изученным, так как в нашем распоряжении до сих пор нет других его сборов, кроме ранневесенних.

Autumnalia M. Pimen. gen. nov. (*Umbelliferae—Apioideae—Peucedaneae—Ferulinae*) — Plantae perennes, monocarpicae, radice verticali tuberiformi (moniliformi) incrássata. Folia plerumque radicalia, biternatisecta, petiolis tenuibus, sectione transversali rotundis, teretibus, strato externo parenchymate e cellulis membranis lignescentibus composito, fasciculis conductoriis numerosis, periphericis et centralibus, petiolulis tenuibus, laminae lobis terminalibus a petiolulis bene separatis, lanceolatis, ovalibus, ovatis vel subrotundis, margine integris, vulgo glaucis. Umbellae sphaeroideae, involucratae, involucri phyllis late lanceolatis vel ovatis, membranaceis. Umbellulae exinvolucellatae, floribus dimorphis — lateralibus hermaphroditis, centralibus masculinis. Flores minuti; dentes calycini subinconspicui; petala pallide flava, ovalia, apice integra; antherae flavae. Fructus glabri, ambitu ovales, carpophoris ad basin bifidis, mericarpiis dorso valde compressis, jugis dorsalibus subinconspicuis, marginalibus anguste alatis, pallidis, vix incrassatis. Exocarpium unistratosum, commissura lata, superficie spongioso-arachnoidea. Mesocarpium parenchymaticum, e cellulis leptodermaticis, a latere commissurali cellulis laxis spongiosis compositum. Vittae valleculares solitariae, commissurales duae apud basin jugorum marginalium collocatae. Endocarpium unistratosum. Endospermium ventre planum.

Typus generis: *A. botschantzevii* M. Pimen. sp. nov.

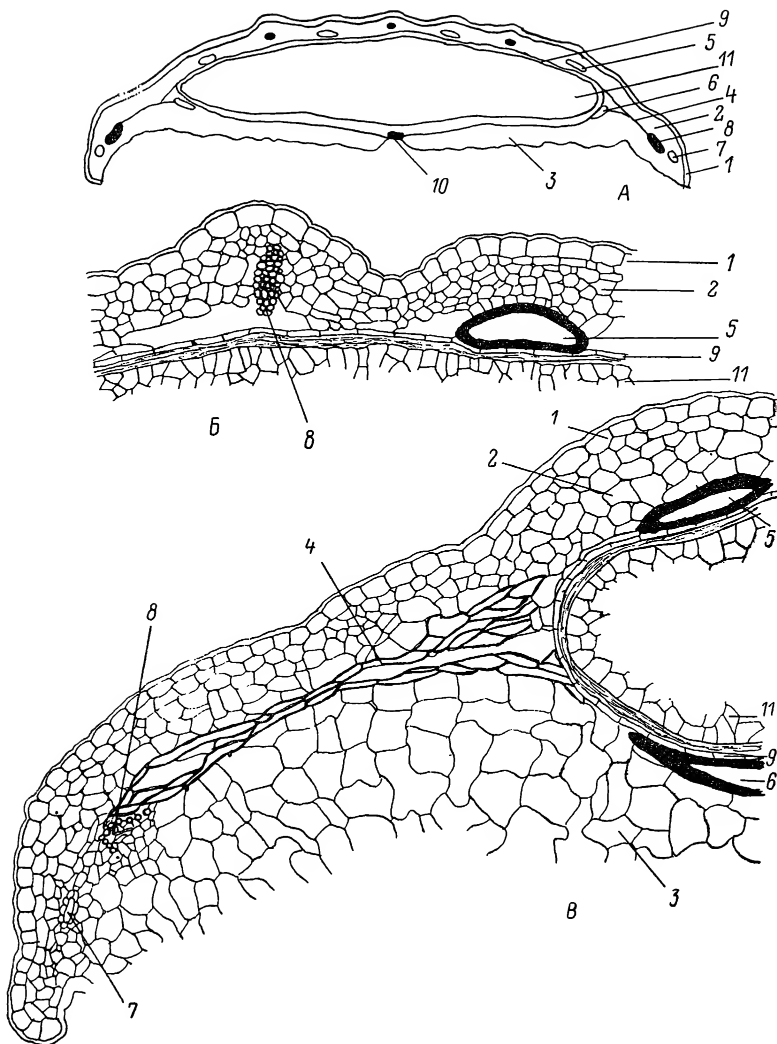


Рис. 2. Поперечный срез плода *A. botschantzevii*.

А — схема поперечного среза мерикарпия, *Б* — участок мерикарпия в районе спинного ребра и ложбиночного канальца, *В* — участок мерикарпия в районе краевого ребра. *1* — экзокарп; *2* — паренхима мезокарпа; *3* — участок рыхлой паренхимы на комиссуральной стороне; *4* — участок сжатых, сравнительно толстостенных клеток в краевом ребре; *5* — ложбиночные секреторные канальцы; *6* — комиссуральные секреторные канальцы; *7* — реберные секреторные канальцы; *8* — реберные проводящие пучки; *9* — эндокарп и приросшая к нему семенная оболочка; *10* — проводящий пучок фуникулуса; *11* — эндосперм.

Affinitas. Genus novum a subtribum *Ferulinae* Drude spectat; a genere proximo *Ferula* L. fructuum structura (mesocarpio parenchymatico, cellularum membranis fissuratim porosis experte, a latere commissurali cellulis laxis spongiosis composito, fasciculis conductoriis jugorum marginalium solitariis) et inflorescentiae structura (umbella involucrata, involucri phyllis lanceolatis vel ovatis, membranaceis, striatis, recurvatis et convolutis, umbellulae floribus dimorphis) bene differt.

A. botschantzevii M. Pimen. sp. nov. — Planta perennis, monocarpica tota glabra, glaucescens, radice verticalli, tuberiformiter incrassatis. Caules solitarii, recti, ad 100—120 cm alt., basi 0.4—0.7 cm diam., teretes, solidi, in parte superiore divaricati, synflorescentiam laxam corymbosam vel semiglobosam forman-

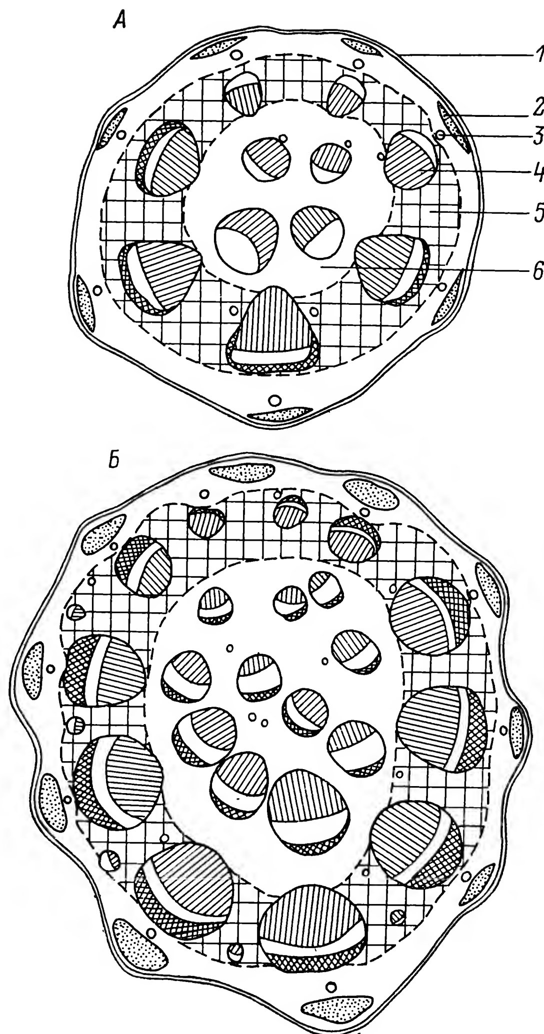


Рис. 3. Поперечные срезы черешков видов рода *Autumnalia*.

А — *A. botschantzevii*, *Б* — *A. innopinata*. *1* — эпидерма, *2* — колленхима, *3* — секреторные канальцы, *4* — проводящие пучки, *5* — слой одревесневшей паренхимы, *6* — тонкостенная паренхима центральной части черешка.

tes. Folia plerumque radicalia, biternatisecta, petiolis et petiolulis tenuibus, lobis terminalibus a petiolulis bene separatis, lanceolatis vel raro late lanceolatis, 2.5—5 cm lg., 0.8—2 cm lt., apice acutis vel mucronulatis; folia caulina ad vaginas lanceolatas, caulem amplectantes, aphyllas reducta. Umbellae sphaeroideae, involucratae, 6—10 cm in diam.; involucri phyllis 3—6 (vulgo 4) late lanceolatis vel ovatis, ad 0.6 cm lg. et lt., membranaceis, pallidis, nervis numerosis brunneis praeditis, fructificatione recurvatis convolutisque; radiis 4—9, subaequilongis, tenuibus, rigidis. Umbellulae exinvolucellatae, in flore corymbosae, in fructu sphaeroideae, ad 2.5—3 cm in diam., radiolis subaequilongis, numerosis, tenuibus, floribus demorphis: lateralibus hermaphroditis, centralibus masculinis, serius congestis. Flores minuti; dentes calycini inconspicui vel brevissimi; petala pallida flava, ovalia, apice integra, plana; antherae saturate flavae, maculis rubris donatae. Fructus glabri, ambitu ovales, 6—8.5 mm lg., 4—5 mm lt., carpophoris ad basin bifidis, mericarpiis dorso valde compressis, stylopodiis minutis,

planis vel plano-conicis, stylodiis brevibus, dorso reflexis, jugis dorsalibus subinconspicuis, marginalibus anguste alatis, vix incrassatis. Exocarpium sectione transversali unistratosum, e cellulis mediocribus, membranis externis convexiusculis formatum; commissura lata, superficie spongioso-arachnoidea; mesocarpium parenchymaticum, cellularum membranis fissuratim porosis expers, e cellulis leptodermaticis, a latere commissurali cellulis laxis, spongiosis compositum, in partibus centralibus jugorum marginalium greges vasorum 2—3 paucos, phloëmate praeditos (cinctos) praebens vittis vallecularibus solitariis minutis, commissuralibus 2 eis similibus, apud basin jugorum marginalium collocatis; endocarpium subinconspicuum, verosimiliter cellulis prosenchymaticis, tangentaliter elongatis. Endospermium ventre planum.

T y p u s: Kazachstania, prov. Czimkent, Montes Karatau, declivum occidentale jugi Boroldai, vallis fl. Boroldai, Mts. Aktas. 19 IX 1987. N 875. M. G. Pimenov (LE, iso — MW, LE, AA).

P a r a t y p i: ibid. 8 VII 1987. N 213. M. G. Pimenov. E. V. Kljuykov, M. G. Vassilieva, T. V. Lavrova (LE, MW); Prov. Czimkent, Boroldai-tau, 2 km S Dzilandy, in rupibus. 10 V 1980. N 307. V. P. Botschantzev, N. P. Litwinowa (LE).

A. innopinata M. Pimen. sp. nov. — Species praecedenti proxima, sed lobis terminalibus foliorum ovalibus, ovatis vel subrotundatis, apice mucronatis (nec lanceolatis, apice acutis vel mucronulatis) differt. Flores fructusque *A. innopinatae* ignoti.

T y p u s: Uzbekistania, prov. Navoi, Montes Nuratau, jugum Karatau, declivum australe prope trajectum Kara-Karga. 21 IV 1986. N 96. M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, M. G. Vassilieva (LE, iso — MW).

Приведенное описание *A. innopinata* следует считать предварительным; необходимо собрать этот вид в стадии цветения и плодоношения, что, вероятно, позволит выявить дополнительные отличия в строении генеративных органов этих двух видов.

Род *Autumnalia* демонстрирует новый интересный пример дизъюнкции викарных близкородственных видов между Сырдарьинским Каратау и системой гор Нуратау. В целом же с описанием этого рода еще на один увеличивается число эндемичных родов зонтичных Средней Азии, и так уже достигавшее 18, не считая 10 субэндемичных родов. Это высокий показатель, свидетельствующий о глубокой самобытности *Umbelliferae* этого региона, справедливо считающегося одним из важнейших центров дифференциации семейства в Старом Свете.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Пименов М. Г. Umbelliferae // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Ташкент: Фан, 1983. С. 167—322. — *Dafni A.*, *Shmida A.*, *Avistai M.* Leafless autumnal-flowering geophytes in the Mediterranean region — phytogeographical, ecological and evolutionary aspects // Plant Syst. Evol. 1981. Vol. 137, N 3. P. 181—193.

Ботанический сад
Московского государственного университета.

Получено 22 III 1988.

УДК 582.623 : 581.9 (571.5)

Н. М. Большаков

ЗАМЕТКА О ВИДАХ *SALIX* (*SALICACEAE*) СЕКЦИИ *MYRTILLOIDES* В СИБИРИ

N. M. BOLSHAKOV. THE NOTE ON THE *SALIX* (*SALICACEAE*) SPECIES OF THE SECTION *MYRTILLOIDES* IN SIBERIA

Описывается новый подвид *Salix myrtilloides* L. subsp. *ustnerensis* N. Bolschakov и сообщается о *S. alexii-skvortsovii* Khokhrjakov как новом виде для флоры Сибири. Обсуждаются их морфологические и эколого-географические особенности, приводятся точечные карты ареалов.

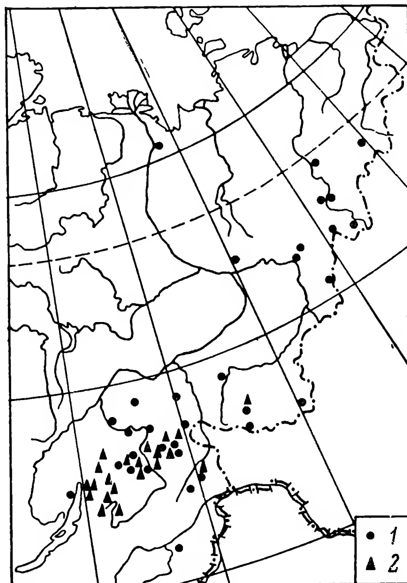
В своей монографической работе по ивам СССР А. К. Скворцов (1968) указывает на дальнейшее изучение систематики некоторых видов. Однако, обрабатывая род *Salix* L. для «Флоры Сибири», мы столкнулись с неясностью в систематике и таких видов, у которых она не вызывала сомнения. В частности, изучение гербарного материала, хранящегося в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова и Главного ботанического сада АН СССР (Москва), Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (Новосибирск), и наблюдения в природе говорят о значительном полиморфизме видов ив секции *Myrtilloides* Koehne в Сибири. Эта секция включает около 5 видов, из которых два встречаются на территории СССР (Скворцов, 1968).

S. myrtilloides L. — евразиатский бореальный вид. По Скворцову (1966а, б), признаки этого вида весьма постоянны на всем протяжении его огромного ареала. В то же время этот автор, ссылаясь на B. Floderus и свой опыт, отмечает, что некоторый намек на географическую изменчивость проявляется в материале с северо-востока Азии, среди которого чаще, чем в Европе, встречаются особи с опушением вегетативных органов, а также образцы с большими размерами листьев (40×20 мм), несвойственными европейским растениям. На наш взгляд, в материале этого вида хорошо просматриваются две формы. Это — типичная форма с мелкими (иногда и крупными) яйцевидными, овальными или эллиптическими листьями с округлым или даже слегка сердцевидным основанием и обычно прямостоячим стеблем до 1.2 м выс., с голыми коробочками, рыжими или буроватыми коротковолосистыми прицветными чешуями. Распространена она по всей Сибири. Другая форма встречается только в горных районах Восточной Сибири (см. рисунок). Для нее характерны более крупные обратнояйцевидные или обратноланцетные листья с клиновидным основанием. Такие экземпляры (in sched.) определялись М. И. Назаровым как *S. fuscescens* Anderss. Растения этой формы до 0.4 м выс. с полегающим в основании и укореняющимся стволиком. Кроме того, от типичной формы они отличаются более толстыми годичными побегами, часто в основании опушенными коробочками, темными на верхушке прицветными чешуями и более крупными размерами генеративных органов.

Из наблюдений во время полевых работ в 1984—1985 гг. в восточной части Якутской АССР прослеживается особенность в экологии этих форм, встречающихся в одном и том же районе: типичная форма тяготеет к осоково-кочкарным болотам и заосоченным разреженным лесам, а обратнояйцевидная — к ерниково (преимущественно из *Betula divaricata* Ledeb.)-голубично (или багульниково)-моховым лиственничникам или ерниково-моховым болотцам. Между ними встречаются иногда переходные формы.

Изучение строения эпидермиса нижней поверхности вызревших ординарных листьев у обоих форм показало (неопубликованные данные), что у обратнояйцевидной формы устьичные клетки крупнее и число их в поле зрения

Распространение *Salix myrtilloides* subsp. *ustnerensis* (*1*) и *S. alexii-skvortsovii* (*2*) в Сибири.



микроскопа меньше, чем у типичной. Это, вполне вероятно, указывает на полиплоидное происхождение обратнояйцевидной формы.

Приведенные выше сведения по морфологическим и эколого-географическим особенностям обратнояйцевидной формы позволяют выделить ее в ранге подвида.

Salix myrtilloides L. subsp. ustnerensis N. Bolschakov subsp. nov. — Frutex caulibus procumbentibus, basi radicantibus ad 0.4 m altis. Rami hornotini crassi plerumque breviter pilosi, raro glabri. Folia laminis 13—41 mm longis, 7—24 mm latis, obovatis vel oblanceolatis, basi plerumque cuneatis, petiolis 2—7 mm longis. Amenta (feminea) pedunculo folioso incluso ad 7 cm longa. Capsulae basi saepe pilosae, pedicello ad 2.5 mm longo. Bracteae apice nigrescentes, basi fuscae, longe pilosae. Stylus unacum stigmate 0.5—0.9 mm longus.

T y p u s: Jakutia, distr. Oimiakon, in viciniis pagi Ustj-Nera, ad ripam sinistram fl. Indigirka, laricetum nano-betuloso-ledoso-muscosum in declivi haud arduo ad flumen, 7 VIII 1984 N. Bolschakov, A. Vanjaev, N 402—14 (Leningrad, isotypus Novosibirsk).

A f f i n i t a s. A *S. myrtilloides* L. s. str. ramis crassioribus, foliorum forma, colore indumentoque bractearum necnon organis generativis majoribus differt.

S. fuscescens Anderss. — восточносибирско-североамериканский гипоарктический и высокогорный вид. Весьма полиморфный. В материале из Сибири у него четко выделяются две формы. Растения типичной формы имеют обратнояйцевидные листья с резко выдающимися почти параллельными боковыми жилками, сверху темно-зелеными, по краю в нижней части пластинки с немногими заметными зубчиками. Другая форма представляет хорошо обособленную группу растений со Станового нагорья. От типичных растений они отличаются листьями, которые обычно округлой или эллиптической формы, сверху светло-сизо-зеленые, цельнокрайные, с нерезко выдающимися боковыми жилками, целиком черными или темными длинноволосистыми прицветными чешуями. На Становом нагорье эта форма обитает обычно в гольцовом и подгольцовом поясах на высоте 1200—2100 м над ур. м., а типичная — в субальпийском поясе и верхней части лесного пояса на высоте 500—1600 м.

При изучении типового материала по ивам выяснилось, что растения Станового нагорья тождественны типу вида *S. alexii-skvortsovii* Khokhrjakov, обнародованного недавно (Хохряков, 1984). Таким образом, этот вид является новым для флоры Сибири, в пределах которой он встречается только в ее восточной части (см. рисунок). На наш взгляд, *S. fuscescens* и *S. alexii-skvortsovii* — экологически дифференцированные расы.

На Алданском нагорье в Якутской АССР в 1983 г. нами были собраны на горе Эвота на мочажине в каменисто-лишайниковой тундре (пояс кедрового стланика) гербарные образцы, которые по форме роста и характеру листьев сближаются с *S. fuscescens*, но имеют густо опушенные побеги и нижнюю поверхность листьев, толстые и плотные сережки с густо опушенными коробочками на коротких ножках. Из всех видов, произрастающих на горе совместно

с *S. fuscescens*, по этим признакам образцы больше подходят к *S. krylovii* E. Wolf. Возможно, что собранные образцы — гибридные формы этих видов. Неоднороден материал по *S. fuscescens* с арктической части Восточной Сибири, но четких различий найти не удается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Скворцов А. К. Salix myrtilloides L. // Списки раст. Герб. фл. СССР. М.; Л.: Наука, 1966а. Т. 16. С. 65. — *Скворцов А. К.* Сем. *Salicaceae* — Ивовые // Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1966б. Т. 5. С. 7—118. — *Скворцов А. К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с. — *Хохряков А. П.* Десять новых видов и подвидов цветковых растений из Северо-Восточной Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 4. С. 107—111.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 20 VI 1988.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (474.5)

З. А. Гуджинскас

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ ЛИТВЫ АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ

Z. A. GUDZHINSKAS. THE NEW FOR THE LITHUANIAN FLORA ADVENTIVE PLANT SPECIES

Сообщается о нахождении в Литве 11 новых адвентивных видов растений из 9 семейств.

Во время флористических сборов 1983—1987 гг., проведенных в рудеральных местообитаниях Литовской ССР, выявлено 11 ранее не отмеченных для флоры республики адвентивных видов, относящихся к 9 семействам: из сем. *Asteraceae* — 3 вида, из семейств *Apiaceae*, *Chenopodiaceae*, *Cucurbitaceae*, *Brassicaceae*, *Poaceae*, *Malvaceae*, *Solanaceae* и *Rosaceae* — по 1 виду. Новыми для республики являются 4 рода: *Echinocystis*, *Hirschfeldia*, *Saussurea* и *Sida*. 9 видов были занесены, а 2 вида — одичавшие культурные растения. По происхождению эти виды распределяются следующим образом: 4 североамериканских, 4 евразиатских, 1 кавказский, 1 восточноазиатский и 1 вид распространен в тропических зонах Азии, Африки и Америки.

Гербарные образцы, подтверждающие нахождение этих видов в республике, хранятся в Гербарии Института ботаники АН Литовской ССР в г. Вильнюсе (BILAS).

Artemisia annua L. Распространен в Восточной Европе, на Кавказе, в Малой и Средней Азии, Монголии, Китае, Японии, а в качестве заносного — в Средней и Западной Европе, Северной Америке. Во «Флоре Литовской ССР» (Lietuvos TSR flora, 1980) указано, что вид в республике пока не обнаружен, но может быть найден, так как встречается в Белоруссии, Латвии, Польше и Калининградской обл.

На ж.-д. путях товарной станции г. Вильнюса было найдено 2 вегетирующих экземпляра этого вида, 1 IX 1987. Растения были хорошо развиты, высота их достигала 30 см.

При просмотре гербарного материала, хранящегося в Гербарии Института ботаники ЛитССР, был обнаружен гербарный образец *A. annua*, найденный в г. Клайпеда в районе ж.-д. станции 25 IX 1979 А. Лякавичюсом и ошибочно определенный как *Ambrosia artemisiifolia*. *A. annua* в условиях республики самостоятельно распространяться не может и появляется в результате случайного заноса. Эфемерофит.

Bidens frondosa L. (*B. melonocarpa* Wieg.). Североамериканский вид, занесенный в Европу в конце прошлого столетия, натурализовавшийся и сильно распространяющийся (Flora Europaea, 1976; Rothmaler, 1987). Ранее этот вид был известен из Белоруссии (Корнась, 1960; Вынаев, Третьяков, 1979), в 1984 г. был обнаружен в Латвии (Tabaka, 1985).

В Литве *B. frondosa* впервые был найден в Каунасе (Панямуне) в прибрежной полосе р. Нямунас, 28 VII 1983, где он рос обильно и плодоносил; на берегу

Куршского залива (Куршю марёс) у пос. Юодкранте (Куршская коса), 7 VIII 1983; в г. Каунас (Жямойи Фреда) в прибрежной зоне р. Нямунас, 7 X 1987, найдено очень большое число сильно разросшихся растений, высота которых достигала 1.2 м. *B. frondosa* обильно рос и среди кустарников на берегу реки, только высота растений была меньшей. При обследовании прилегающих территорий этот вид был найден на расстоянии до 50 м от русла реки и на территории цеха железобетонных изделий, на кучах гравия.

Кроме находок вблизи водоемов *B. frondosa* был найден и в рудеральных местообитаниях — на ж.-д. полотне Каунасской ж.-д. ст., у площадки для разгрузки вагонов, 6 IX 1987; на территории ж.-д. ст. г. Клайпеда, между путями, 25 IX 1987.

Таким образом, *B. frondosa* в Литве распространяется двумя путями — по берегам рек и других водоемов, где внедряется в естественные сообщества, и по железным дорогам. Агриофит или эпекофит.

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray. Североамериканский вид, в последнее время отмеченный в качестве одичавшего во многих регионах Европы (Flora Europaea, 1968), в европейской части СССР, Западной Сибири (Алтай), Восточной Сибири (р. Лена), Южном Казахстане, на Дальнем Востоке (Скворцов, 1982; Сосудистые растения. . ., 1987). В соседних с Литвой республиках *E. lobata* также распространяется в качестве одичавшего растения. В Белоруссии он был отмечен в нескольких местах в Витебской обл. (Гусев, 1976), а Н. В. Козловская (1978) приводит его в качестве редкого для республики вида. В Латвии указывается в литературе только из г. Риги (Шульц, 1977) и как редкий дичающий вид в Средне-Латвийском геоботаническом районе (Табака и др., 1987).

В Литве *E. lobata* ранее указывался только как декоративный, довольно часто выращиваемый вид (Lietuvos TSR flora, 1971). Однако в последние годы наблюдается усиленное распространение и натурализация этого вида. *E. lobata* в основном расселяется по берегам рек, в рудеральных местообитаниях, иногда вблизи железных дорог.

В 1987 г. нами выявлены следующие местообитания *E. lobata* в республике: на склоне ж.-д. насыпи вблизи ж.-д. ст. Лентварис (Тракайский р-н), небольшая группа плодоносящих растений, 4 IX; на территории сортировочной ж.-д. ст. г. Каунас, на склоне ж.-д. насыпи, большая группа обильно плодоносящих растений, 6 IX; на территории ж.-д. ст. Варена, у склада древесины, небольшая группа плодоносящих растений, 15 IX; на склоне ж.-д. насыпи вблизи ж.-д. ст. Швенчёнеляй (Швенчёнский р-н), несколько растений, 20 IX; на склоне ж.-д. насыпи вблизи ж.-д. ст. Йонава, группа плодоносящих растений, 26 IX. Кроме этих местонахождений вблизи железных дорог *E. lobata* найден в очень большом количестве на берегу р. Нямунас в г. Каунасе (Жямойи Фреда), 7 X, в полосе прибрежных кустарников, образуя плотные заросли и поднимаясь до вершин кустарников ивы, вид обильно плодоносил.

Таким образом, можно констатировать, что происходит натурализация *E. lobata* в условиях республики, он внедряется в естественные сообщества прибрежных кустарниковых зарослей. Поэтому можно ожидать дальнейшего распространения этого вида в Литве. Агриофит или эпекофит.

Heracleum sosnowskyi Manden. Кавказский эндемик, распространенный в Предкавказье и Закавказье (Сацыперова, 1984).

Начиная с 40-х годов проводились испытания *H. sosnowskyi*, в результате которых было рекомендовано выращивать его в СССР в качестве перспективной силосной культуры. Распространение в культуре привело к тому, что он стал дичать, а в последнее время отмечается его интенсивное распространение. *H. sosnowskyi* сейчас отмечен на Дальнем Востоке (Южно-Сахалинск) (Сосудистые растения. . ., 1987), в Московской обл. (Скворцов, 1982), в Латвии (Rasiņś, Fatare, 1986).

В Литве *H. sosnowskyi* в одичавшем состоянии был замечен около 10 лет назад, но в литературе сведений о нем не было. В настоящее время этот вид известен из Акмянского (Акмяне, Векшняй), Аникшчяйского (Сведасай), Вильнюсского (Вильнюс, Науейи—Вильня, Павильне, Пабярже), Игналинского (Игналина, Казитишкис), Каунасского (Каунас), Кайшядорского (Круонис, Антакальнис, Тадарава, Довайнонис, Румшишкес), Плунгеского (Альседжяй), Пакруойского (Розалимас, Раудонпамушис), Пренайского (Ишлаужас), Пасвальского (Кринчинас, Салочяй), Рокишкского (Рокишкис), Швенчёнского (Швенчёнис, Пабраде), Таурагского (Скаудвиле), Расяйняйского (Арёгала), Йонишкского (Йонишкис), Йонавского (Йонава), Тракайского (Вевис) и Утянского (Утяна) районов. Особенно широко распространился и с каждым годом появляется во все новых местах в окрестностях городов Вильнюса и Каунаса и в Кайшядорском р-не.

Чаще всего *H. sosnowskyi* расселяется у поселков и городов, занимая значительные площади луговой растительности, вблизи кустарников, реже у рек. Этот вид имеет большую конкурентоспособность и легко внедряется в естественные или слабонарушенные сообщества. В местах произрастания часто образует большие заросли. К настоящему времени *H. sosnowskyi* в Литве стал злостным сорняком. Агриофит или эпекофит.

Hirschfeldia incana (L.) Lagr.-Foss. Распространен в Средней и Атлантической Европе, в Средней и Малой Азии, на Кавказе. В европейской части СССР встречается в Крыму, а в более северных регионах (в качестве заносного растения) известен из Ленинградской обл. (Цвелев, 1973), нескольких мест в Латвии (Fatare, 1984) и Белоруссии (Вынаев, Третьяков 1979). В Литве *H. incana* впервые найден в г. Клайпеда на территории ж.-д. станции, на ж.-д. полотне, 25 IX 1987.

Судя по более широкому распространению вида в соседних республиках, можно предполагать, что данный вид в Литве может быть более широко распространен. Эфемерофит.

Kochia sieversiana (Pall.) C. A. Mey. Распространен в Восточной Сибири, Средней Азии, Монголии (Флора СССР, 1936). В настоящее время *K. sieversiana* как заносное растение появился во многих регионах Западной Европы, в европейской части СССР, на Дальнем Востоке (Сосудистые растения. . ., 1988). Ранее этот вид был найден и в соседних с Литвой республиках: в Латвии (Страздиньш, 1985) и Белоруссии (Вынаев, Третьяков, 1979).

В 1987 г. в Литве был выявлен целый ряд местонахождений этого вида: на территории ж.-д. станции Панеряй (г. Вильнюс), 2 IX; на ж.-д. насыпи вблизи ж.-д. ст. Жасляй (Кайшядорский р-н), 12 IX; на территории ж.-д. ст. г. Варена, 15 IX; на распределительных путях ж.-д. ст. Швенчёнеляй (Швенчёнский р-н), 20 IX; на территории ж.-д. товарной станции г. Клайпеда, 25 IX; на территории ж.-д. ст. Кретинга на площадке мойки и ремонта вагонов, 25 IX; на подъездных ж.-д. путях к хлебокомбинату г. Плунге, 25 IX; на путях ж.-д. ст. г. Йонава, 26 IX; на распределительных ж.-д. путях товарной станции г. Шяуляй, 27 IX; на путях ж.-д. ст. г. Радвилишкис, 27 IX; у платформы для разгрузки вагонов в г. Каунас, на ул. Дробес, 7 X. Во всех случаях найдены плодоносящие растения.

При просмотре гербарного материала, хранящегося в Гербарии Института ботаники АН ЛитССР, был обнаружен образец, найденный А. Лякавичюсом на ж.-д. ст. г. Кретинга, 23 IX 1979. Это первая находка *K. sieversiana* в республике, но до сих пор не опубликованная. Судя по нынешнему распространению *K. sieversiana* на территории республики, можно констатировать, что этот вид довольно широко распространен на ж.-д. станциях, размножается и внедряется в рудеральные сообщества. Эфемерофит или эпекофит.

Panicum dichotomiflorum Michx. Североамериканский вид, распространяющийся в качестве заносного растения в Южной Европе, на Кавказе (Цвелев,

1976) и на Дальнем Востоке, в окр. Владивостока (Сосудистые растения . . ., 1985). В соседних с Литвой республиках *P. dichotomiflorum* ранее был известен из Латвии (Даугавпилс) (Фатаре, Гаврилова, 1985) и Белоруссии (Третьяков, 1988). Этот вид во «Флоре европейской части СССР» (1974) не приводится.

В Литве *P. dichotomiflorum* впервые найден в г. Клайпеда, на незадерненном песчаном склоне ж.-д. насыпи, у ж.-д. моста через р. Данге, вблизи ж.-д. станции, 25 IX 1987. Судя по тому что найденные в конце сентября растения были с полностью зрелыми семенами, а отдельные индивиды с рассыпавшимися семенами, можно предполагать, что *P. dichotomiflorum* в условиях республики может размножаться и существовать в течение более длительного времени. Эфемерофит.

Potentilla bifurca L. s. l. Распространен в Восточной Румынии, на юге европейской части СССР, Западной и Восточной Сибири, Монголии, доходя до 53° с. ш. (Флора СССР, 1941; Flora Europaea, 1968). Изредка встречается в более северных регионах в качестве заносного растения. Известен из Ленинградской обл. (Цвелев, 1973), двух мест в Латвии (Клявиня и др., 1979; Клявиня, Плотниекс, 1982), из Белоруссии (Козловская, 1978). В Польше известен из г. Варшавы (Flora Polska, 1955).

В Литве этот вид впервые был найден в г. Варена на склоне насыпи неэксплуатируемой ж.-д. линии, 15 IX 1987, на площади около 150 м². Все растения находились в последней стадии вегетации. Можно предполагать, что на этом месте *P. bifurca* растет уже сравнительно давно, примерно 15—20 лет.

Интересно, что этот адвентивный вид выбирает местообитания, близкие к тем, в которых обитает в пределах естественного ареала, т. е. сухие песчаные места, хорошо прогреваемые склоны. Например, в Латвии вид найден в древней долине р. Лауце (Даугавпилсский р-н) на опушке соснового бора вместе с *Festuca ovina*, *Medicago falcata*, *Galium verum*, *Sedum acre*, *Pimpinella saxifraga* и другими видами, на сухой песчаной почве (Клявиня, Плотниекс, 1982). Н. Н. Цвелев также отмечает, что местонахождение *P. bifurca* в Ленинградской обл. в окрестностях г. Луги производит впечатление естественного (Цвелев, 1973). Агриофит.

В местонахождении, обнаруженном нами в г. Варена, *P. bifurca* растет вместе с *Festuca polessica*, *Poa compressa*, *Medicago falcata*, *M. lupulina*, *Sedum acre*, *Potentilla argentea* и др.

Необходимо отметить, что растения, собранные в г. Варена, близки к родственному с *P. bifurca* виду *P. orientalis* Juz. Этот вид от *P. bifurca* s. str. отличается меньшей степенью опушения всех частей растения и прижатыми волосками. Однако *P. orientalis* не все авторы принимают в ранге самостоятельного вида (Ball et al., 1968). Растения, произрастающие в южной части Украины, в Крыму, относят к *P. orientalis* (Определитель . . ., 1972; Определитель . . ., 1987), а в Румынии — к *P. bifurca* (Flora republicii populare Românie, 1956). Мы придерживаемся мнения, изложенного в Flora Europaea, тем более что у видов рода *Potentilla* опушение очень изменчиво в зависимости от местообитания и времени сбора.

Saussurea amara (L.) DC. Распространен на юге и юго-востоке европейской части СССР (Средний Днепр, Нижняя Волга, Заволжье), в Западной и Восточной Сибири, Средней Азии, Монголии, Северном Китае (Флора СССР, 1962). В качестве заносного вид ранее был отмечен в Латвии (Табака и др., 1988).

Впервые в Литве в качестве заносного вид был обнаружен в г. Кретинга на территории ж.-д. станции, 25 IX 1987. Была найдена группа цветущих и плодоносящих растений, занимающая площадь около 2 м². Растения, собранные в конце сентября, были с почти зрелыми семенами. Эфемерофит или эпекофит.

Sida spinosa L. Распространен в тропических зонах Америки, Азии и Африки, очень редко заносимый в СССР. Этот вид ранее был отмечен только в Абхазии (Флора СССР, 1949) и дважды в окрестностях Уссурийска (села Ново-Никольское и Кондратеновка) (Сосудистые растения. . ., 1987). Данный вид в литературе не указан как для европейской части СССР, так и для всей Европы (Flora Europaea, 1968).

В Литве этот вид впервые был найден в 2.5 км к югу от пос. Круонис (Кайшядорский р-н) на территории свиноводческой фермы (дер. Мигонис), 12 IX 1983. Обнаруженный экземпляр этого вида в середине сентября цвел, но в конце месяца обмерз, не успев дать зрелые семена.

S. spinosa, наверное, был занесен с импортным зерном, используемым для изготовления комбикормов. В условиях Литвы этот вид появляется в качестве случайного заносного растения и не способен размножаться. Эфемерофит.

Solanum cornutum Lam. (*S. rostratum* Dun.). Американский вид, распространенный в Мексике и юго-западной части США, а в качестве заносного и натурализовавшегося — в Средней и Восточной Европе, Средней Азии и на Кавказе (Flora Europaea, 1972; Флора европейской части СССР, 1981). Ранее в Прибалтике вид был обнаружен в Латвии (Табака и др., 1988). В литературе сведения о нахождении *S. cornutum* в Белоруссии пока отсутствуют. В СССР вид объявлен карантинным сорняком (Никитин, 1983).

Впервые в Литве этот вид обнаружен в пос. Вевис (Тракайский р-н) на подъездных ж.-д. путях к зернообрабатывающему предприятию, 9 IX 1987. В условиях нашей республики этот теплолюбивый вид вряд ли может стать опасным сорняком, он появляется в результате случайного заноса. Эфемерофит.

Приношу глубокую благодарность Н. Н. Цвелеву, Т. Н. Поповой и В. М. Виноградовой за ценные замечания при просмотре гербарного материала, а также А. А. Лякавичюсу за советы при подготовке настоящей статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вынаев Г. В., *Третьяков Д. И.* О классификации антропофитов и новых для флоры БССР индуцированных видах растений // Ботаника. Исследования. Минск, 1979. Вып. 21. С. 62—74. — *Гусев Ю. Д.* Адвентивные растения, новые для Витебской и Могилевской областей // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 3. С. 406—408. — *Клявиня Г. Б.*, *Плотниекс М. Р.* Редкие, охраняемые и новые для Латвии виды растений // Флора и растительность Латвийской ССР. Юго-восточный геоботанический район. Рига: Зинатне, 1982. С. 147—155. — *Клявиня Г. Б.*, *Плотниекс М. Р.*, *Табака Л. В.* и др. Структура флоры геоботанического района // Флора и растительность Латвийской ССР. Северо-Видземский геоботанический район. Рига: Зинатне, 1979. С. 18—78. — *Козловская Н. В.* Адвентивные и прогрессирующие виды во флоре Белоруссии // Ботаника. Исследования. Минск, 1978. Вып. 20. С. 88—95. — *Корнась Я.* О находке *Bidens melanocarpa* Wiegand. в Бресте // Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова. Л.: Наука, 1960. Т. 20. С. 97—98. — *Никитин В. В.* Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука, 1983. 454 с. — *Определитель* высших растений Крыма. Л.: Наука, 1972. 550 с. — *Определитель* высших растений Украины. Киев: Наук. думка, 1987. 548 с. — *Сацыперова И. Ф.* Борщевики флоры СССР — новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с. — *Скворцов А. К.* Новые данные об адвентивной флоре Московской области. III / Бюл. Гл. ботан. сада. 1982. Вып. 124. С. 43—47. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985—1988. Т. 1—3. — *Страздиньш Ю. Г.* *Kochia sieversiana* (Pall.) C. A. Mey. // Флора и растительность Латвийской ССР. Восточно-Латвийский геоботанический район. Рига: Зинатне, 1985. С. 165—166. — *Табака Л.*, *Гаврилова Г.*, *Фатаре И.* Флора сосудистых растений Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1988. 195 с. — *Табака Л. В.*, *Фатаре И. Я.*, *Плотниекс М. Р.* Систематическая структура флоры // Флора и растительность Латвийской ССР. Средне-Латвийский геоботанический район. Рига: Зинатне, 1987. С. 15—90. — *Третьяков Д. И.* Новые заносные виды растений во флоре Белоруссии // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 6. С. 903—910. — *Фатаре И. Я.*, *Гаврилова Г. Б.* Редкие виды растений // Флора и растительность Латвийской ССР. Восточно-Латвийский геоботанический район. Рига: Зинатне, 1985. С. 142—154. — *Флора* европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 350 с.; 1979. Т. 4. 355 с.; 1981. Т. 5. 380 с. — *Флора* СССР. Л.; М.: Наука, 1936. Т. 6. С. 127—134; 1941. Т. 10. С. 78—223; 1949. Т. 15. С. 149—150; 1962. Т. 27. С. 361—535. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых более редких растениях Ленинградской области // Нов. сист. высш. раст. 1973. Т. 10. С. 361—365. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Черепа-*

нов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шульц А. А.* Адвентивная флора города Риги // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 10. С. 1513—1523. — *Ball P. W., Walters S. M., Pawlowski B. Potentilla* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 36—47. — *Fatare I.* Īss pārskats par retām adventīvām *Brassicaceae* dzimtas sugām Latvijā // Retie augi un dzīvnieki. Rīga, 1984. P. 11—19. — *Flora* Europaea. Cambridge, 1964—1980. Vol. 1—5.— *Flora* Polska. Kraków, 1955. Vol. 7. 303 p. — *Flora* republicii populare Române. 1956. Vol. 4. 958 p. — *Kornaś J.* Geograficzno-historyczna klasyfikacja roślin synantropijnych. Synantropizacja szaty roślinnej. I. Neofityzm i apofityzm, materiały sympozium w Nowogrodzie // Materiały zakładu Fitosocjologii Stosowanej U W Warszawa-Białowieża. 1968. N 25. P. 33—41. — *Lietuvos* TSR flora. Vilnius, 1959—1980. Vol. 1—6. — *Rasiņš A., Fatare I.* Sosnovska latvānis — *Heracleum sosnowskyi* Manden. — bīstama nezāle Latvijas florā // Retie augi un dzīvnieki. Rīga, 1986. P. 2—3. — *Rothmaler W.* Exkursionsflora. Berlin, 1987. 640 p. — *Tabaka L. Bidens frondosa* L. — jauna suga Latvijas florā // Retie augi un dzīvnieki. Rīga, 1985. P. 8—11.

Институт ботаники АН Литовской ССР,
Вильнюс.

Получено 30 XI 1988.

УДК 581.9 (470.333)

Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

П. З. Босек

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

P. Z. BOSSEK. AN ADDITION TO THE FLORA OF THE BRYANSK REGION

Сообщается о новых местонахождениях редких видов и находках в Брянской обл. заносных (адвентивных) растений в 1985—1988 гг.

На протяжении последних 4 лет продолжались наши флористические исследования в различных районах Брянской обл. Проверялась сохранность ранее установленных местонахождений редких видов, проводился сбор новых заносных растений, велись наблюдение и учет процессов синантропизации местной флоры в результате возрастающего на нее воздействия антропогенных факторов. Полученные материалы дают возможность не только более полного познания современной флоры области, но также позволяют понять ее генезис, процесс исторического развития растительного покрова, а следовательно, и в какой-то мере предвидеть тенденцию экологических сдвигов развития растительности в настоящее время. Однако такие вопросы требуют привлечения дополнительных данных. Здесь мы ограничимся лишь перечнем отдельных флористических находок. Латинские названия приводятся по сводке С. К. Черепанова (1981). Гербарный материал, подтверждающий сборы, отослан в Гербарий Ботанического института Академии наук СССР им. В. Л. Комарова (LE), а дубликаты хранятся при Брянском сельскохозяйственном институте в пос. Кокино Брянской обл.

Аборигенные виды

1. *Arenaria uralensis* Pall. ex Spreng. Этот вид цитируется во «Флоре УРСР», 1952, т. 4 и в других украинских источниках, а также указан в сводке Черепанова (1981 : 155). Произрастает на старопахотных заброшенных участках, по лесным дорогам и просекам — Брянский р-н, Фокинское лесничество. № 7332, 12 VI 1985. Определение проверено Н. Н. Цвелевым.

2. *Calamagrostis glomerata* (Boiss. et Buhse) Tzvel. Недавно выделенный вид из родства *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth s. l., легко идентифицируемый по очень густым метелкам тесно скученных колосков, под метелкой шерохо-

ватым стеблем и др. Обычно растет обособленными группами на сухих лугах, галечниках в долинах, реже на лесных полянах. В области встречается изредка. Собран в долине р. Снежети в окр. пос. Рясники Карачевского р-на, № 7338, 13 VIII 1985. Ранее в области не отмечался.

3. *Calamagrostis×vilnensis* Bess. Крупный многолетний злак гибридного происхождения (*Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn.×*C. canescens* (Web.) Roth), распространенный преимущественно в северных районах области. Растет по лесным болотам и заболоченным лугам в долинах малых рек, чаще на почвах с маломощным торфяным горизонтом.

4. *Cystopteris sudetica* A. Br. et Milde. Таежный евросибирский вид, имеющий чрезвычайно широкодизъюнктивный ареал, протянувшийся от Тихого океана до Карпат и Судет. В нашу сводку (Босек, 1975 : 66) как чрезвычайно редкий вид брянской флоры был включен со ссылкой на данные В. Н. Сукачева (1908). В августе 1987 г. в 112 кв. Белобережского лесничества удалось подтвердить его местонахождение. На небольших кочках слаборазложившегося опада, в ольшанике с елью, были отмечены три группы небольших листочков папоротника судетского. О находке сообщено в областной Совет охраны памятников природы.

5. *Trisetum flavescens* (L.) Beauv. (*T. pratense* Huds.). Первая находка этого европейского таксона в Брянской обл. (Босек, 1979) позволяла отнести растение к заносным, «ускользнувшим» из парковой культуры. Дополнительные материалы, как нам кажется, позволяют считать этот вид аборигенным, прочно натурализовавшимся в естественных фитоценозах близ восточной границы своего западноевропейского ареала. Отмечен в злаково-разнотравных фитоценозах долин многих рек — Рожок, Судость, Навля и др.

6. *Melandrium dioicum* (L.) Coss. et Germ. (*M. rubrum* (Weig.) Garcke). Западнопалеоарктический лесной вид, ареал которого охватывает всю Западную Европу и умеренную зону Восточной Европы. Однако в Брянской обл. этот вид очень редкий, встречающийся спорадически и всегда малочисленными популяциями. В юго-западных районах последние годы вид не отмечался. Впервые был найден в Брянском р-не, в 141 кв. Ковшовского лесничества, по краю затапливаемой талыми водами низины в старом лиственном лесу встречена его большая группа (№ 7286, 21 V 1985). Растения очень хорошо развиты, до 70 см выс., обильно цветущие.

7. *Muscari botryoides* (L.) Mill. Вид распространен в Средней и Атлантической Европе, Средиземноморье, в западных областях Украины. В Брянской обл., как и других областях европейской части СССР, иногда культивируется в цветниках в качестве весеннего первоцвета. По-видимому, гербарный экземпляр культивируемого растения из Севского уезда б. Орловской губернии В. Я. Цингером (1885 : 431) был отнесен к виду *Muscari racemosum* (L.) Mill. С тех пор этот таксон стал цитироваться для Орловской, а позднее и Брянской обл. во всех изданиях определителя растений П. Ф. Маевского (1964 : 666). В настоящее время это название отвергнуто как nomen confusum (Флора европейской части СССР, 1979 : 225). Наши сборы из Севского (№ 7009, 12 V 1982, склон балки к р. Сев у д. Новоямское) и Комаричского (№ 7307, 18 V 1985, выгон д. Угревище) районов Н. Н. Цвелев определил как *Muscari botryoides* (L.) Mill.

8. *Ornithogalum kochii* Parl. Цингер получил из б. Севского уезда Орловской губернии луковичное растение, которое он идентифицировал как *Ornithogalum umbellatum* L. (1885 : 462, № 1451). Под этим названием таксон был приведен для флоры Орловской губернии в определителе Маевского (1917 : 646). В последующих изданиях определителя со ссылкой на данные Цингера для Орловской и Брянской обл. он указывался под названиями *Ornithogalum tenuifolium* Guss. (Маевский, 1940 : 229) и *Ornithogalum gussonei* Ten. (Маевский, 1964 : 665). По новым данным, *Ornithogalum umbellatum* L. в СССР дико

либо не встречается совсем, либо возможен только в Закарпатской области Украины (Флора УРСР, 1950 : 216), а неоднократно собиравшиеся нами растения из Севского и Комаричского р-нов Брянской обл. следует считать одичавшими. Новейшие сборы свидетельствуют, что во флоре области представлен лишь *Ornithogalum kochii* Parl.

9. *Ranunculus megacarpus* Walo Koch. Многолетний европейский вид, свойственный преимущественно фитоценозам неморального комплекса. Для области приводится впервые, хотя для флоры Калужской и Курской обл. приводился ранее. Зацветает рано, в некоторые годы до половины мая. Внешне сходен с широко распространенным в области лютиком кашубским *Ranunculus cassubicus* L. и, вероятно, поэтому легко просматривается. Главным отличительным признаком являются густоволосистые плодики около 5 мм дл., а также более мелкие и часто слабо надрезанные прикорневые листья. Высота стеблей 10—26 см. Найден в старом дубово-еловом лесу 61 кв. Красноргского лесничества Погарского р-на. № 7420, 16 V 1988.

10. *Stellaria uliginosa* Murr. (*S. alsine* Grimm). Еще недавно вид отмечался как довольно редкий, встречающийся в юго-западных «полесских» районах области (Босек, 1975 : 178). За последнее время вид отмечался в северных районах. Поселяется обычно на нарушенных местообитаниях по сыроватым лесным дорогам, у осушительных канав на болотах, при выходе ключей, вблизи оставленных летних загонов скота и т. д. Растет почти всегда густыми куртинами.

11. *Silene noctiflora* (L.) (*Elisanthe noctiflora* (L.) Rupr.). Этот вид широко распространен в степной и лесостепной зонах, а в Брянской обл. это очень редкий сорняк юго-восточных районов. Собран на обочине полевой дороги Усожа—Евдокимовка в Комаричском р-не. № 7430, 19 VIII 1988.

12. *Veronica prostrata* L. Редкий аборигенный евросибирский вид, встречающийся, по-видимому, только в юго-восточной части области. В Суземском, Севском и Комаричском р-нах, на южных склонах балок, в мае образует весьма красочные голубовато-синие куртинки, выделяющиеся на фоне молодой зелени. В окр. д. Шведчики Севского р-на собраны хорошо развитые экземпляры с плодами (№ 7305, 25 V 1985).

Адвентивные виды

13. *Cimicifuga foetida* L. Происходит из Центральной Азии и Гималаев, но общий ареал вида охватывает некоторые районы на западе европейской части СССР и горные районы Центральной Европы. В ледниковый период произошло расчленение этого обширного ареала, следствием которого было обособление новой формы в ранге самостоятельного вида *Cimicifuga europaea* Schipcz. Вид встречается в Западной Европе, Прибалтике, Белоруссии. Наша находка была сделана на территории Софиевского лесничества Новозыбковского р-на, вблизи уничтоженного во время Великой Отечественной войны пос. Важица. На опушке лиственного леса, пологим склоном подступающего к лесному руч. Важица, среди обычных неморальных видов были найдены три куста цветущей *Cimicifuga foetida* L. Определение проверено Н. Н. Цвелевым. № 7326, 2 IX 1985.

14. *Heracleum sosnowskyi* Manden. Кавказский эндемичный вид, описанный из Грузии (Флора СССР, 1951 : 244). По справке Брянской опытной станции, был интродуцирован в одно из хозяйств Мглинского р-на для опытного посева в качестве силосной культуры. Предположительно из этих мест с 1977 г. началось спонтанное расселение вида. В условиях области наблюдается необыкновенная быстрота развития и гигантизм роста растения. На свалах грунта строящейся автодороги от ж.-д. ст. Красный Рог в с. Красный Рог на протяжении около 500 м уже 2 VI 1988 г. наблюдались многочисленные розетки листьев

до 120 см дл. и 60—80 см шир. с остатками прошлогодних стеблей до 200 см выс. 17 VI 1988 многие розетки уже несли новые стебли выс. 230—250 см, увенчанные зонтиками распустившихся цветков.

15. *Polygonum coriarium* Grig. Родина — лесной и субальпийский пояс горных хребтов Средней Азии (Флора СССР, 1936а : 663). Растение было интродуцировано Брянским сельскохозяйственным институтом в пос. Кокино. На лесной поляне вблизи опытного поля института найдена группа растений, «ускользнувших» из посева. № 7349, 10 IX 1987. Определено Н. Н. Цвелевым.

16. *Phytolacca americana* L. Родом из Северной Америки, давно занесен в СССР и теперь числится в составе нашей флоры (Флора СССР, 1936б : 373). В одичалом состоянии изредка произрастает в Закавказье и ряде южных районов СССР. Иногда используется как декоративное, красильное, лекарственное в гомеопатии и др., что способствует завозу растения в северные области. Для Брянской обл. отмечен впервые на рудеральных местообитаниях в черте г. Карачева. № 7412, 18 IX 1988.

17. *Silene repens* Patrin. Растение степной зоны европейской части СССР. В области редкий эпекофит, встреченный на ж.-д. насыпи вблизи ст. Одрино Карачевского р-на. № 7321, 18 VI 1985.

18. *Spergularia marina* (L.) Griseb. (*S. salina* J. et C. Presl.). Распространен на засоленных почвах юго-востока европейской части СССР. Последнее время по железным и автомобильным дорогам энергично расселяется к северу. Впервые в области был отмечен у ж.-д. ст. Выгоничи. № 7334, 15 VIII 1987. Большие площади густых зарослей найдены на смывах с мест разгрузки минеральных удобрений.

19. *Solanum nitidibaccatum* Bitter. Для флоры СССР отмечается впервые. Сорное растение родом из Южной Америки (Перу, Аргентина), недавно начавшее быстро распространяться в странах Западной и Центральной Европы (Rothmaler, 1971). В конце лета 1987 г. неожиданно и в большом количестве растение было обнаружено в посадках малины учебного хозяйства Кокино Брянского сельскохозяйственного института. Определено растение Н. Н. Цвелевым. № 7344, 28 VIII 1987. Хотя все растения имели массу плодов со зрелыми семенами, в августе 1988 г. на месте прошлогодней находки было найдено всего три экземпляра растения с признаками угнетенного развития. По-видимому, сказалась интенсивная обработка почвы в междурядьях посадок и внесение гербицидов, вызвавшие позднее появление всходов и гибель их.

20. *Solidago gigantea* Ait. Вид североамериканского происхождения, встречающийся в культуре в качестве декоративного. Легко дичает и поселяется на рудеральных местообитаниях. Замечен в окр. ж.-д. ст. Почеп на мусорном месте. № 7406, 8 IX 1988.

21. *Veronica hederifolia* L. (*V. sublobata* M. Fisch.). Рудеральный вид, распространенный в Западной Европе, изредка в Прибалтийских республиках СССР, в некоторых областях Средней России и на Кавказе. В Брянской обл. — редкий адвентивный сорняк на огородных землях: найден на сорных местах и по обочинам дороги в пос. Пятилетка Выгоничского р-на, 29 VII 1985; на краю огорода в поселке Рясники Карачевского р-на, 18 V 1986.

22. *Veronica persica* Poir. Родина — Крым. Редкое сорное на огородах, в садах, у дорог. Для области пока эфемерофит, известный из одного местонахождения: у автостанции «Белые берега» магистрали Киев—Москва на краю площадки для стоянки грузовых машин. № 7409, 12 VIII 1988. Растения хорошо развиты.

23. *Xanthium albinum* (Widd.) H. Scholz. Заносный вид, на территории Средней России встречающийся в экотопах совместно с аборигенным видом *Xanthium strumarium* L. и энергично его замещающий (Определитель. . ., 1987 : 106). Для Брянской обл. теперь редкостью не является, растет на пес-

чаных наносах в долинах рек, по обочинам дорог, у жилья. От аборигенного вида отличается крупными соплодиями, до 20 мм дл., до самой верхушки покрытыми тонкими шипами и оттопыренными волосками.

За консультации при обработке гербарного материала выражаю глубокую благодарность Н. Н. Цвелеву.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Босек П. З. Растения Брянской области. Брянск: Приок. кн. изд-во, 1975. 464 с. — *Босек П. З.* Дополнения к списку растений Брянской области // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 2. С. 241—244. — *Маевский П. Ф.* Флора Средней России. Иллюстрированное руководство к определению среднерусских цветковых растений. 5-е изд. М.: Изд-во М. и С. Сабашниковых, 1917. 919 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Иллюстрированное руководство к определению семенных и сосудистых споровых растений. 7-е изд. М.; Л.: Сельхозгиз, 1940. 824 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Определитель* растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М.: Изд-во МГУ, 1987. Ч. 2. 212 с. — *Сукачев В. Н.* Лесные формации и их взаимоотношения в Брянских лесах // Тр. по лесн. опыт. делу в России. СПб., 1908. Вып. 9. С. 1—61. — *Флора* европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. 354 с. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 5. 762 с.; 1936. Т. 6. 956 с.; 1951. Т. 17. 392 с. — *Флора* УРСР. Киев: Изд-во АН УРСР, 1950. Т. 3. 427 с.; 1952. Т. 4. 691 с. — *Цингер В. Я.* Сборник сведений о флоре Средней России. Учен. зап. Моск. ун-та. Отд. естеств.-истор. 1985. Вып. 6. 520 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Rothmaler W.* Exkursionsflora von Deutschland. Kritischer Ergänzungsband Gefässpflanzen. Berlin, Urania-Verlag, 1971. 363 p.

Брянский сельскохозяйственный институт. Получено 6 XII 1988.

УДК 582.736.7 (479) Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

Ю. Р. Росков

TRIFOLIUM LUCANICUM (*FABACEAE*) — НОВЫЙ ВИД КЛЕВЕРА ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

YU. R. ROSKOV. *TRIFOLIUM LUCANICUM* (*FABACEAE*), A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

Дается описание, ключ для определения и географическое распространение на территории Кавказа вида *Trifolium lucanicum* Gasp. ex Guss., который ранее для флоры СССР не приводился.

В результате критического просмотра материала по виду *Trifolium scabrum* L., хранящегося в Гербариях Ленинграда (LE) и Баку (BAK), были выявлены экземпляры, относящиеся к виду *Trifolium lucanicum* Gasp. ex Guss. *T. lucanicum*, описанный по сборам G. Gasparrini из Сицилии, ранее для территории СССР не приводился. Ареал вида охватывает страны Средиземноморья; в СССР вид обнаружен на Кавказе — в Южном Карабахе и восточных районах Дагестана.

Trifolium lucanicum Gasp. ex Guss. 1828, Fl. Sic. Prodr. 2 : 494 — *T. scabrum* var. *majus* Gib. et Belli, 1889, Mem. Accad. Sci. Torino, 2, 39 : 287 — *T. scabrum* subsp. *turcicum* Velen. 1893, Sitzungsber. Böhm. Ges. Wiss. 37 : 23 — Клевер луканский.

Однолетник (4) 7—15 см выс. Стебли многочисленные, прямостоячие или восходящие, ребристые, в основании опушенные. Нижние листья на черешках, в 2—3 раза превышающих длину листочков, верхние почти сидячие; прилистники яйцевидные, белые, пленчатые между жилок, заканчивающиеся зеленым

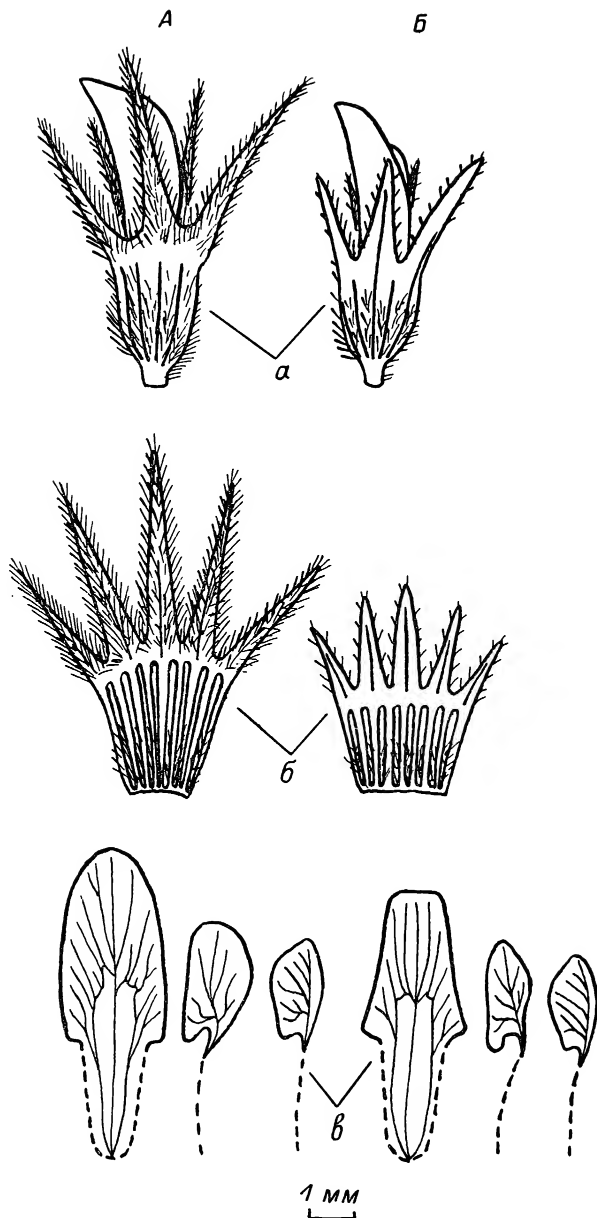


Рис. 1. Морфологические признаки цветков *Trifolium lucanicum* (*А*) и *T. scabrum* (*Б*).
а — цветок, *б* — чашечка, *в* — венчик.

остроконечием; листочки от обратнояйцевидных (нижние листья) до широколанцетных (верхние листья), 0.5—**1.3**× 0.3—0.7 см, опушенные, с выступающими дуговидноизогнутыми жилками, каждая из которых заканчивается в острие зубца. Головки 1—2 на стебле, пазушные, яйцевидные, более крупные по сравнению с *T. scabrum*, 1.0—2.0×1.0—1.3 см, с оберткой из прилистников прицветных листьев. Цветки 6—7 мм дл. Трубка чашечки цилиндрическая с 10 рельефно выступающими жилками, особенно заметными в плодущем состоянии, опушенная между зубцами; зубцы шиловидные, превышающие по

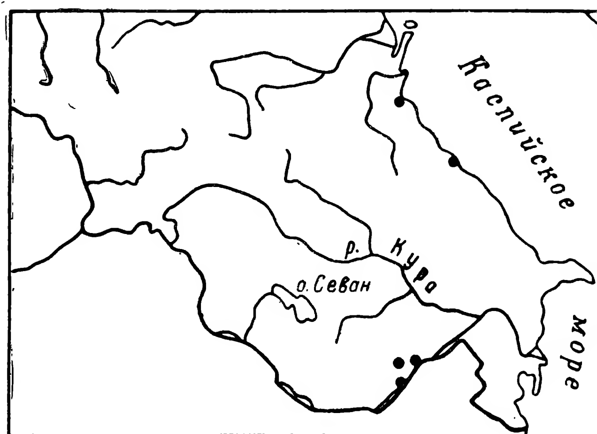


Рис. 2. Географическое распространение *Trifolium lucanicum* на территории Кавказа. Точками обозначены местонахождения *Trifolium lucanicum*.

длине трубку, густо опушенные по всей поверхности (у *T. scabrum* зубцы опушены только по краю, редкими волосками и равны по длине трубке (рис. 1, *б*)). Венчик желтовато-белый, не превышает зубцы чашечки (у *T. scabrum* венчик длиннее зубцов (рис. 1, *а*)), неопадающий; отгиб флага язычковидный (рис. 1, *в*). При плодах зев чашечки замыкается каллозным утолщением с ресничками, зубцы звездчато отгибаются. Боб кожистый, нераскрывающийся, односемянный. Семена продолговатые, 1.5 мм дл., коричневые.

Цветет в апреле, плодоносит в мае.

Экология: произрастает на луговых и каменистых склонах, не поднимается выше 500 м над ур. м.

Распространение (рис. 2): Азербайджанская ССР: Южный Карабах — Гроссгейм, 1848; Васильев, 1848 (LE). Дагестанская АССР: окр. Дербента — Беккер, 1868; Алексеенко, 1901, 1902; окр. Махачкалы (Петровска) — Липский, 1890, 1891; Алексеенко, 1901 (LE). В Дагестане, по-видимому, вид является заносным.

На карте не отмечена точка, сбор из которой хранится в LE с этикеткой: «Turcomania. Versus litus orient. maris Caspii. Astrabad. Herb. Meyer, leg. Karelin.»

Приводим ниже ключ для различения двух близких видов:

— Головки в числе 1—2, яйцевидные с округлым основанием, крупные, 1.0—2.0×1.0—1.3 см; зубцы чашечки шиловидные, превышающие длину трубки в 1.5 раза, густо щетинисто опушенные по всей поверхности; венчик не превышает по длине зубцы чашечки; отгиб флага языковидный. . . . . *T. lucanicum*.

— Головки в числе 2—5 (7), узкояйцевидные с клиновидным основанием, более мелкие, 0.8—1.5×0.6—0.8 см; зубцы чашечки треугольные, равные по длине трубке, со значительно более редким опушением, расположенным только по краю; венчик превышает длину зубцов чашечки; отгиб флага клиновидный. . . . . *T. scabrum*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Gussone G. Florae Siculae prodromus sive plantarum in Sicilia ulteriori . . . Neapoli, 1828. Vol. 2. 585 p. — *Zohary M. Trifolium* L. // Davis P. H. Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh, 1970. Vol. 3. P. 384—448. — *Zohary M., Heller D.* The genus *Trifolium.* Jerusalem, 1984. 606 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 26 V 1989.

УДК 582.919.2 (235.216.1)

Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

Е. В. Клюйков, Ю. В. Баранова

ACANTHOLIMON EKATHERINAE (PLUMBAGINACEAE) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ КАЗАХСТАНА

E. V. KLUYKOV, JU. V. BARANOVA. *ACANTHOLIMON EKATHERINAE (PLUMBAGINACEAE)*, A NEW SPECIES FOR KAZAKHSTAN

Сообщаются данные о распространении узкоэндемичного для Западного Тянь-Шаня вида *Acantholimon ekatherinae*.

Во время полевых работ в 1984 г. в Западном Тянь-Шане нами собран необычный вид сем. *Plumbaginaceae*, определенный И. А. Линчевским как *Acantholimon ekatherinae* (B. Fedtsch.) Czerniak. До сих пор, по литературным данным (Линчевский, 1952, 1961), этот вид был известен только из окр. горы Большой Чимган. В 1986 г. растение было собрано нами и на территории Киргизии в Бешаральском заповеднике к востоку от горы Большой Чимган. При изучении материалов Гербария им. Д. П. Сырейщикова (MW) в Московском государственном университете был обнаружен еще один образец этого вида, собранный В. Н. Павловым на территории Узбекистана, с Пскемского хребта, в промежутке между крайними местонахождениями.

В обоих выявленных нами местонахождениях вид растет в специфических местообитаниях, приуроченных к известнякам, встречается довольно редко в узком высотном диапазоне и представлен немногочисленными экземплярами. В Киргизии вид встречается весьма локально на территории, подвергающейся интенсивному выпасу скота, а потому заслуживает внесения в республиканскую «Красную книгу Киргизской ССР».

Исследованные образцы, собранные за пределами горы Большой Чимган: Казахстан, Угамский хребет, верховья р. Сайрамсу, Н-2000 м, 4 VIII 1984, № 506, Е. В. Клюйков, Ю. В. Баранова, щебнистые пологие сухие склоны среди низкотравной разреженной растительности (MW, LE); Киргизская ССР, Чаткальский хребет, Чаткальский р-н, долина р. Шабрезсай (левый приток Чаткала), № 366, 25 VII 1986, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков, М. Г. Васильева, Т. А. Остроумова, выходы известняков близ гребневой части перевала Шабрез (MW); Пскемский хребет, ущ. Аксар-сай, подъем на перевал в долину р. Коксу, на скалах, Н-2800 м, 10 IX 1954, № 324, В. Павлов (MW).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Линчевский И. А. Род Акантолимон — *Acantholimon* Boiss. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. С. 301—372. — *Линчевский И. А.* Род *Acantholimon* Boiss. — Акантолимон // Флора Узбекистана. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1961. Т. 5. С. 54—70.

Московский государственный университет, Чимкентский педагогический институт.

Получено 27 I 1987.

УДК 005.576.16 (571.61/.64) Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

Т. Г. Буч, В. Д. Швыдкая

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР И ПРИМОРСКОГО КРАЯ АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ

T. G. BUCH, V. D. SHVYDKAYA. THE NEW AND RARE ADVENTIVE SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR AND PRIMORYE TERRITORY

Сообщается о 13 новых и редких видах растений, из которых *Datura ferox*, *Acanthospermum hispidum*, *Cassia nomame* и *C. occidentalis* указываются впервые для флоры СССР, 5 видов ранее не отмечены для советского Дальнего Востока (СДВ).

Обследуя на засоренность в 1980—1987 гг. поля в окр. пос. Новоникольское Уссурийского р-на (Приморский край), мы собрали 13 видов растений, ранее не приводившихся в сводках и определителях по флоре СССР (Черепанов, 1973, 1981) и не указанных в региональной литературе (Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1982). Все они попали к нам скорее всего вместе с закупаемой в США, Мексике и Аргентине соей, отходы которой скармливались животным или хранились в компостных буртах, вокруг животноводческих ферм или по обочинам шоссейных дорог.

Наибольший интерес представляет род *Cassia* L. Во «Флоре СССР» (Палибин, 1945) он представлен одним североамериканским видом *C. marylandica* L., разводимым в Закавказье как декоративное и лекарственное растение. Позднее А. А. Гроссгейм (1949) приводит для Кавказа еще 3 вида, два из которых — *C. acutifolia* Delile, *C. obovata* Coll. — интродуцированы в СССР в качестве лекарственных растений, а *C. nictidans* L. — заносный сорняк.

В 1973 г. впервые на территории Приморского края авторами был собран представитель данного рода — *C. tora* L. (Буч, Швыдкая, 1981), находившийся в вегетативном состоянии. В последующие годы, включая 1987 г., в ряде мест Уссурийского р-на мы постоянно встречаем этот вид (в единичных экземплярах) в сообществе с такими редкими видами, как *Sesbania exaltata* (Rafin.) Cory, *Sida spinosa* L., *Amaranthus spinosa* L. и другие, в вегетативной фазе развития.

В 1985 г. на территории опытно-производственного хозяйства сельхозтехникума, вблизи животноводческой фермы, в Уссурийском р-не Приморского края, в окр. пос. Новоникольское, 28 VIII 1985 были обнаружены 2 новых представителя рода Кассия: *Cassia nomame* L., и *C. occidentalis* L. в вегетативном состоянии.

В отечественной литературе данных об этих видах нет.

Приводим краткие морфологические характеристики для каждого из собранных видов, составленные на основании анализа собранного материала с учетом литературных данных (Ohwi, 1965; Willis, 1966; Атлас растений Кореи, 1979, и др.).

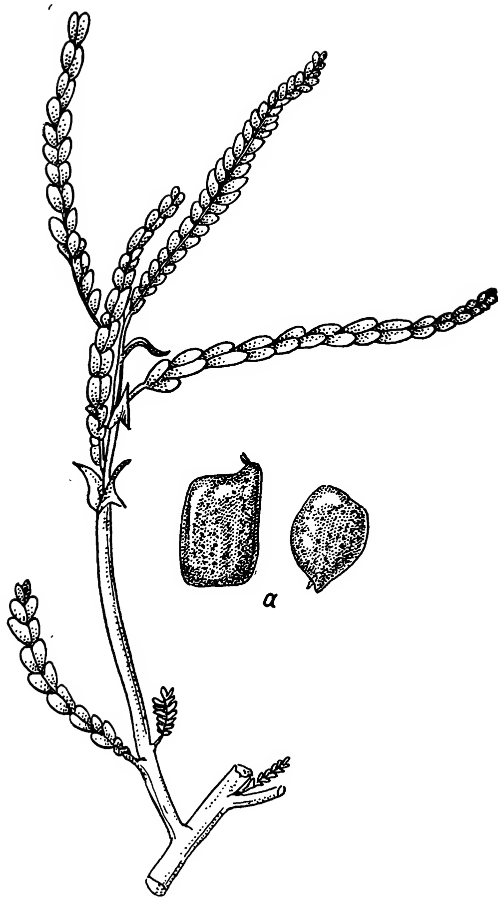
Cassia nomame (Sieb.) Honda, 1938, Pl. Sieb. in Siebold Kenkyu 552. — Кассия номаме.[1]

Травянистый однолетник. Стебель прямой, цилиндрический, в основании ветвящийся, 30—60 (100) см выс., желтоватый, мелко беловатоопушенный. Листья светло-зеленые, 7—8 см дл., состоящие из 12—15 пар мелких листочков, листовая пластинка 8—10 мм дл., 2—4 мм шир. Черешки листочков 1—1.5 мм дл. Прилистники шиловидные, 4—5 мм дл., остающиеся после созревания плодов. Цветки по 1—2 в пазухах листьев, 6—7 мм в диам., желтые. Чашечка пятичленная, чашелистики продолговатые, на концах заостренные. Тычинок 4, плодолистик 1, в основании тонковолосистый, на вер-

[1] Цитаты даны для видов, впервые приведенных для СССР.

Рис. 1. *Cassia nomame* (Sieb.) Honda — часть генеративного побега.

а — семя, ×10.



хушке слегка изогнут. Плод — плоский боб, до 3 см дл., вскрывающийся двумя створками. Семена сплюснуто-бочонковидные, 2—3.8 мм дл., 1.5—2.8 мм шир., зеленовато-бурые (рис. 1).

По данным корейских ученых, кассия номаме используется в лечебных целях, а также для приготовления чая (Атлас растений Кореи, 1979).

Как и ранее описанный нами вид *C. tora* (Буч, Швыдкая, 1981), этот вид занесен в Приморский край из Америки, но в силу своей биологии не успевает в условиях муссонного климата перейти в генеративную фазу и образовать семена до наступления заморозков в начале сентября. Следовательно, активное распространение данного вида в регионе не представляет угрозы.

Cassia occidentalis L., 1753, Sp. Pl. : 377. — Кассия западная.

Травянистый полукустарник, до 1.5 м выс. Стебель прямой, деревянистый в основании, округлый, с многочисленными мелкими железками. Листья парноперистые (3—5 пар), 13—20 см дл., 8—12 см шир. Листочки продолговато-овальные, 4—10 см дл., 1.8—2.5 см шир., темно-зеленые, в основании асимметричные, нисходящие немного на черешок, на конце заостренные (2—2.5 мм дл.), по краю коротко реснитчатые. Черешки листочков желобчатые (1.5—2 см дл.), при основании имеют одну крупную (2—2.5 мм дл.) темноокрашенную желёзку. Прилистники ланцетные, заостренные, рано опадающие. Цветки пазушные или верхушечные, по 1—3, или в редких кистях. Лепестки различные по форме: верхний (1) округлый, с небольшим ноготком в основании; два боковых — овально-продолговатые, 8—13 мм дл.; два нижних — овально-конические, 12—15 мм дл. Чашелистики овально-продолговатые, 8—8.5 мм дл., 3.5—4 мм шир., зеленые, на верхушке заостренные. Тычинок 7: 2 крупные (10—12 мм дл.), 2 средние (6.5—7.5 мм дл.), 3 недоразвитые (рис. 2, *г*). Плодолистик один, 12—13 мм дл., 1—1.5 мм шир., на верхушке голый (2 мм), по бокам гладкий (1 мм шир.), с поверхности густо мелкощетинистый. Боб линейный, 10—14 см дл., 0.8—1 см шир., прямой или несколько изогнутый, вскрывается двумя створками. Семя овально-округлое, 4.5—5 мм дл., 3.8—4 мм шир., буровато-серое, по краю блестящее, сдавленное со спинки и брюшной стороны, в центре овальное, матовое пространство мелкоклеточной структуры, более светлого, чем края, цвета. При набухании семени блестящий край ослизняется, образуя складки (рис. 2, *е*).

Цветок и семя *C. occidentalis* описаны по сборам С. С. Харкевича и Т. Г. Буч из Индии. Кассия западная была собрана на территории о-ва Гоа, бывшей Португальской колонии, в окр. пос. в 4—5 км от г. Пананджа, вдоль проселочной дороги, 8 VI 1988.



Рис. 2. *Cassia occidentalis* L. — часть вегетативного побега.

а — цветок и бутон, *б* — лепестки, *в* — плодолистик, *г* — тычинки, *д* — боб (*а—д* — натуральная величина), *е* — семя, ×10.

Родина кассии западной — Южная Америка.

В Атласе растений Кореи (1976) этот вид отнесен ошибочно к однолетникам. По данным G. Hashimoto (1982), данный вид в настоящее время широко натурализовался в Бразилии, Австралии, Новой Гвинее, КНДР, Китае, Японии.

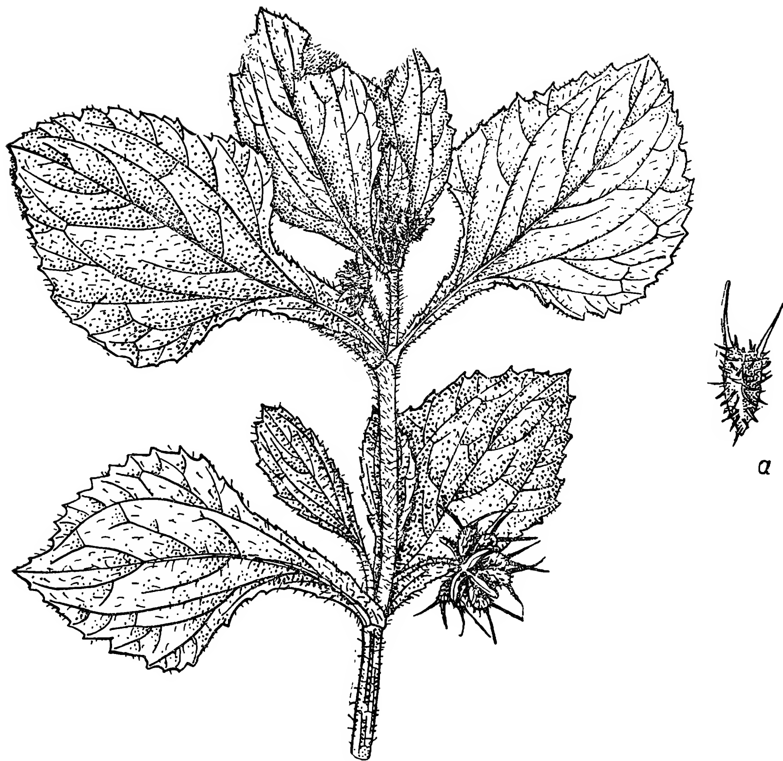


Рис. 3. *Acanthospermum hispidum* L. — 1/10 часть генеративного побега с корзинками семянок. *a* — семянка, ×5. (Рисунок выполнен Н. Н. Качурой).

Используется в медицине как тонизирующее, мочегонное и слабительное средство.

Acanthospermum hispidum DC. 1836. Prodr. 5 : 522. — Колючесемянник волосистый. Собран нами впервые в 1980 г. в г. Уссурийске, на газоне, возле карантинной лаборатории, 28 IX 1980, 29 IX 1981, 27 VIII 1982. Новый вид для флоры СССР.

Травянистый однолетник. Все растение густоволосистое, до 1 м выс. Стебель прямостоячий, снизу ветвящийся. Листья супротивные, черешковые, листовая пластинка дланевидная, низбегающая на черешок, на верхушке тупозаостренная, по краю городчато-зубчатая, 8—12 см дл., 2—2.5 см шир. Цветки пазушные, 3.5 мм в диам., желтые или желтовато-зеленые, лепестки немного крупнее чашечки. Семянки 4—6.5 мм дл., с поверхности усажены редкими шиловидными волосками, на верхушке с двумя длинными остями (2.5—3 мм дл.), с помощью которых они разносятся животными (зоохория) (Tothill et al., 1982).

Родина — Центральная Америка. В настоящее время широко распространен в Австралии, Африке, Индии, Бразилии, Океании.

В 1983 г. на месте прежнего местообитания нам не удалось собрать ни одного растения. Карантинная служба ликвидировала этот очаг.

Grindelia squarrosa (Pursh) Dun. — Гринделия растопыренная. Двулетник сем. Астровые. Впервые один экземпляр этого вида был собран в 1979 г. в Хорольском р-не (Нечаева, 1984). В 1981 г. нами был найден очаг этого вида, откуда он стал очень быстро распространяться вдоль трассы Хороль—Черниговка, захватывая обочины шоссейной дороги (Хорольский р-н, окр. г. Хороль, луг напротив овощного консервного завода, 28 IX 1981).

Родина — западные и северные районы США. В СССР широко распространился во многих областях европейской части СССР.

Physalis angulata L. — Физалис угловатый. Собран впервые для СДВ в Приморском крае, Уссурийском р-не, в окр. пос. Новоникольское, на территории животноводческой фермы опытно-производственного хозяйства «Коммунар», 28 VIII 1985, 30 IX 1986.

Однолетнее растение, до 30—40 см выс., прямое, снизу сильно ветвящееся. Листья тонкие, очередные, яйцевидные, 3—5 см дл., 2—3.5 см шир., в основании клиновидные, по краю острозубчатые. Черешки 1—2 см дл., чашечка голая, чашелистики треугольные, из 5—10 сросшихся сегментов. Цветки чаще одиночные, до 1 см в диам., колокольчатые, на тонких цветоножках, 10—15 мм дл., бледно-желтые с фиолетовой серединкой. Тычинок 5, фиолетовые. Плод — ягода, 1.5—2 см в диам., окружена разросшейся чашечкой зеленоватого цвета, 2—2.5 см дл.

По данным Gleason (1952) и Hashimoto (1982), родиной этого вида является Центральная и Южная Америка. В настоящее время этот вид распространен в Америке и Южной Азии.

Physalis ixocarpa Brot. ex Hornem. Впервые собран для СДВ в Уссурийском р-не, в окр. пос. Новоникольское на буртах отходов сои, на территории опытно-производственного хозяйства сельхозтехникума, 30 VIII 1984.

Травянистый однолетник, до 50 см выс., густо опушенный короткими белыми волосками, сильно ветвящийся в основании. Листья очередные, черешчатые, овальные, в основании клиновидные, по краю крупнозубчатые. Цветки мелкие, пазушные, белые, 1.5—2 см дл., 0.5—0.6 см в диам., повислые, на тонких цветоножках. Тычинок 5. Плод — ягода, окруженная разросшейся чашечкой, до 1.4 см в диам., желтовато-зеленой.

Образец собран в единственном экземпляре и хранится в гербарии (VLA).

Datura ferox L. 1756. Amoen. Acad. 3 : 403. — Дурман устрашающий. Собран впервые для территории СССР в Уссурийском р-не Приморского края, в окр. пос. Новоникольское около фермы учхоза сельхозтехникума 18 IX 1981. Как и *D. tatula* L., относится к секции *Stramonium*. Однолетник. Отличается от других видов меньшим размером цветков, 5—6 см дл., кремоватым венчиком. Диаметр раскрытого венчика 3.5—4 см. Чашечка равна длине трубки цветка. Коробочка покрыта длинными (2.5—3 см дл.) твердыми шипами, особенно длинными на верхушке плода.

Родина — Китай. Занесен и распространяется в Мексике, США.

Anoda cristata (L.) Schlecht (*Sida cristata* L.) — Анода гребенчатая. Представитель нового для СССР рода *Anoda* L. Впервые собрана авторами в 1981 г. и включена по нашим сборам Н. С. Пробатовой и Э. Г. Рудыка (1987) в монографию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Повторно данный заносный сорняк собирался нами в Уссурийском р-не на ферме учхоза сельхозтехникума в сообществе с такими видами, как *Cassia tora* L. и *Sesbania exaltata* (Rafin.) Cory., 30 IX 1982, 29 IX 1983, 28 IX 1984, 30 VIII 1986.

Malva neglecta Wallr. — Просвирник пренебреженный. Впервые для СДВ собран в Уссурийском р-не, в окр. пос. Новоникольское, на территории учхоза сельхозтехникума, 28 IX 1986. Вместе с этим видом повторно собраны такие редкие виды, как *Sesbania exaltata*, *Chenopodium pumilio* L. Данный образец скорее всего попал сюда вместе с отходами сои, завозимой из США.

Malva parviflora L. — Просвирник мелкоцветковый. Редкий для СДВ вид, собран впервые в 1981 г. и приведен по нашим сборам в «Сосудистых растениях советского Дальнего Востока» (Пробатова, Рудыка, 1987). Повторно собран в окр. пос. Новоникольское, на территории животноводческой фермы колхоза «Коммунар» совместно с *Cassia tora*, *Sesbania exaltata*, *Solanum rostratum*, 30 IX 1985, 28 IX 1987.

Amaranthus palmeri S. Wats. — Щирица Пальмера. Очень редкий вид, найденный нами впервые в 1981 г. (Буч и др., 1987).

Вновь собран на буртах среди посевов зерновых в окр. пос. Новоникольское, на обочинах автодороги, 29 IX 1986, 30 IX 1987. Отличается от других видов щирицы узкими длинными, поникающими колосовидными соцветиями, до 18—20 см дл. и более. Родина — Америка, как заносный вид встречается в Западной Европе.

Amaranthus spinosus L. — Щирица колючая. Амарант колючий. Впервые собран для СДВ на территории животноводческого комплекса колхоза «Коммунар» Уссурийского р-на, 30 VIII 1975; повторно собран там же, 28 IX 1976, 29 IX 1983; на буртах среди посевов зерновых — 30 IX 1985, 28 IX 1983. Широко распространен в Австралии, Африке, Индии (Tothill et al., 1982).

Paspalum thunbergii Kunth ex Steud. (*P. scrobiculatum* auct. non L.) — Гречка Тунберга. Собран в Приморье впервые для СДВ на компостных буртах учхоза сельхозтехникума в окр. пос. Новоникольское, 28 IX 1984, 30 VIII 1985, среди таких заносных видов, как *Ipomoea lacunosa*, *Cassia tora* и *Solanum rostratum*. В СССР этот вид указан Цвелевым только для Кавказа (Цвелев, 1976). Описан из Японии. Как заносный распространен в Китае, Японии.

Все вышеперечисленные новые и редкие адвентивные виды по классификации Н. А. Вьюковой (1985) относятся к группе эунеофитов, миграция которых происходила и происходит в XX в. По степени внедрения в растительный покров — к группе эфемерофитов, за исключением гринделии растопыренной, которая за короткий срок из очага в районе г. Хороль (Хорольский р-н) начала распространяться вдоль автодороги в сторону Черниговского р-на, заполняя обочины дороги, пустыри.

Гербарные образцы собранных растений хранятся в Гербарии Биолого-почвенного института (VLA) и частично переданы в Гербарии Москвы (MHA) и Ленинграда (LE).

Выражаем искреннюю благодарность Н. И. Цвелеву за помощь в определении новых заносных видов и Н. Н. Качуре за изготовление рисунка колючесемянника волосистого.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас растений Кореи. Пхеньян, 1979. 1075 с. На кор. яз. — *Буч Т. Г.*, *Швыдкая В. Д.* Новые и редкие адвентивные виды флоры Приморского края // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 12. С. 1758—1763. — *Буч Т. Г.*, *Игнатов М. С.*, *Швыдкая В. Д.* Новый для флоры СССР вид щирицы // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. М.: Наука, 1987. Вып. 143. С. 35—36. — *Воробьев Д. П.*, *Ворошилов В. Н.*, *Горовой П. Г.*, *Шретер А. И.* Определитель растений Приморья и Приамурья. 1966. 490 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 671 с. — *Вьюкова Н. А.* Адвентивная флора Липецкой и сопредельных областей. Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1985. 16 с. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 786 с. — *Нечаева Т. И.* Адвентивная флора Приморского края // Комаровские чтения. Владивосток, 1984. Вып. XXXI. С. 46—88. — *Палибин И. В.* Род *Cassia* L. // Флора СССР. 1945. Т. 11. С. 20. — *Пробатова Н. С.*, *Рудыка Э. Г.* Сем. *Malvaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 177—178. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 668 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». Л.: Наука, 1973. Т. I—XXX. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Gleason H. A.* The new Britton and Brown. Illustrated Flora of the Northeastern United States and adjacent Canada. Lancaster: Lancaster Press, 1952. Vol. 3. 583 p. — *Hashimoto G.* Weeds of Brazil // W. Holzner, M. Numata. Biology and ecology of weeds. Boston, London, 1982. Ch. 29. P. 333—337. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington. 1965. P. 554—555. — *Tothill J. C.*, *Mott J.*, *Gillard P.* Pasture weeds of the tropic and subtropics with special reference to Australia // W. Holxner, M. Numata. Biology and ecology of weeds. Boston, London, 1982. Ch. 35. P. 403—432. — *Willis J.* A Dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge Univ. Press. 1966. Ed. 7. 205 p.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Приморская пограничная государственная инспекция по карантину растений,
Владивосток.

Получено 13 X 1988.

УДК 581.9 (597) : 582.594.2 Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

Л. В. Аверьянов, Ву Нгок Лонг

РЕДКИЕ ВИДЫ РОДА *ERIA* (*ORCHIDACEAE*) ВО ФЛОРЕ ВЬЕТНАМА

L. V. AVERYANOV, VU NGOK LONG. RARE SPECIES OF THE GENUS *ERIA* (*ORCHIDACEAE*) FOR VIETNAMESE FLORA

Приводятся новые местонахождения для 8 видов рода *Eria* (*Orchidaceae*) на территории СРВ.

Публикуемые данные о новых местонахождениях видов рода *Eria* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) получены при определении гербарных коллекций, хранящихся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Центра экологии и биологических ресурсов Национального центра научных исследований СРВ (HN). Как и в более ранних публикациях (Аверьянов, 1988а, б, 1989), при указании местонахождений видов текст гербарных этикеток (приводящихся на языке оригинала) максимально сокращен и включает следующую информацию: местонахождение, дату сбора, номер, фамилию или обозначение коллектора (индексом «LX-VN» обозначены сборы Советско-Вьетнамской экспедиции), индекс Гербария, в котором хранится данный образец.

Eria corneri Reichenb. f.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 1 II 1971 N 1252 CP Mac. (HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, Xom Bong. 14 III 1971 N 103 CP Bao. (HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 18 XI 1971 N 1124 CP Trong. (HN); Prov. Hoang Lien Son, Sapa. 13 III 1972 N 31 A. Takhtajan. (LE); Prov. Quang Ninh, Ha Long. 08 II 1975 N 8806 A. Takhtajan et al. (HN).

Eria eriopsidobulbon Par. et Reichenb. f.

Prov. Lam Dong, Dalat. 1983 N 0/268 LX-VN. (LE).

Eria foetida Aver.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao, 900 m alt. 7 II 1965 N 4466 Chine-Vietnamese expedition. (HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 23 I 1988 sine N LX-VN. (LE).

Eria globulifera Seidenf.

Prov. Hoang Lien Son, Sapa. 13 III 1972 N 33, N 35 A. Takhtajan. (LE).

Eria paniculata Lindl.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Songlang. 17 VI 1988 N 1227 Phuong. (HN); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 4 I 1989 N 4129 LX-VN. (HN, LE).

Eria pannea Lindl.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 23 I 1988 sine N LX-VN. (LE); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 4 I 1989 N 4135 LX-VN. (HN, LE).

Eria pubescens (Hook.) Steud.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 7 I 1989 N 4311 LX-VN. (HN, LE).

Eria siamensis Schlechter.

Hanoi, Bavi. 8 VII 1965 N 3736 Chine-Vietnemese expedition. (HN); Prov. Lam Dong, Langbian, Dalat. 8 I 1980 N 123 Do. (HN); Prov. Hoang Lien Son, Sapa, 1500 m alt. sine dt. N 2612 Chine-Vietnamese expedition. (HN).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Новые и редкие виды орхидных (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама // Бот. журн. 1988а. Т. 73, № 5. С. 720—729. — *Аверьянов Л. В.* Новые и редкие виды семейства *Orchidaceae* во флоре Вьетнама // Бот. журн. 1988б. Т. 73, № 6. С. 892—898. — *Аверьянов Л. В.* Новые и редкие виды семейства *Orchidaceae* во флоре Вьетнама // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1347—1355.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград,
Ботанический музей, Хошимин.

Получено 15 III 1989.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 (479.0)

А. Ю. Магулаев

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ASTRAGALUS (FABACEAE)* ФЛОРЫ КАВКАЗА

A. YU. MAGULAEV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME *ASTRAGALUS (FABACEAE)* SPECIES OF THE CAUCASUS FLORA

* *Astragalus alexandri* Charadze, 2n=16. Дагестанская АССР, окр. Чиркейского водохранилища, 8 VIII 1981; Буйнакский р-н, с. Манасаул, 10 VIII 1981; Левашинский р-н, с. Каракадани, 15 VIII 1981; Буйнакский р-н, с. Аркас, 13 VIII 1981; Буйнакский р-н, с. Талги, 3 VIII 1981.[1]

* *A. arnacanthoides* Boriss., **2n=16**. Краснодарский край, пос. Кабардинка, 23 IX 1983; г. Геленджик, 25 VIII 1986.

A. asper Jacq., **2n=48**. Ставропольский край, Изобильненский р-н, пос. Рыздвяный, 6 IX 1978.

* *A. asterias* Stev. ex Ledeb., **2n=16**. АзССР, окр. г. Евлах, 18 V 1982, А. Михеев.

A. aureus Willd., **2n=16.*** Ставропольский край, Карачаево-Черкесская АО, окр. с. Хурзук, 24 VIII 1983; Кабардино-Балкарская АССР, пос. Эльбрус, 20 VIII 1985.

A. borissovae Grossh., **2n=16**. Дагестанская АССР, у слияния Аварского Койсу с Каракойсу, 13 VI 1979; Унцукульский р-н, с. Ирганой, 14 VIII 1981.

A. brachylobus DC., **2n≈90.*** Дагестанская АССР, бархан Сарыкум, 9 IX 1978, 4 VIII 1981; в 3 км южнее г. Махачкала, 2 VIII 1981.

A. brachytropis (Stev.) C. A. Mey., **2n=16.*** Кабардино-Балкарская АССР, в 3 км выше с. Верхняя Балкария по левому берегу р. Рцывашки, 12 IX 1982; Северо-Осетинская АССР, с. Зинцар 6 VIII 1974.

A. bungeanus Boiss., **2n=16**. Ставропольский край, Шпаковский р-н, окр. с. Бешпагир, 9 VIII 1978; Александровский р-н, в 5 км западнее с. Александровское на Прикалаусских высотах, 26 VII 1976; Чечено-Ингушская АССР, Советский р-н, с. Итумкале, 19 VIII 1988; ГССР, Крестовый перевал, 10 VIII 1980, А. Михеев.

A. cancellatus Bunge, **2n=64.*** АрмССР, окр. г. Раздан, 3 X 1984.

A. captiosus Boriss., **2n=16**. Ставропольский край, левый борт долины р. Теберда, в 3 км выше с. Нижняя Теберда, 16 IX 1977; с. Верхняя Теберда, 26 VI 1979; с. Хурзук, 24 VIII 1983; Северо-Осетинская АССР, Алагирский р-н, с. Нижний Ларс, 6 IX 1983; Чечено-Ингушская АССР, ущелье р. Шаро-Аргун, у моста на с. Кенхи, 24 VIII 1988. **2n=16, 32**. Северо-Осетинская АССР, с. Зин-

[1] Сборы изученных видов произведены автором, в иных случаях указан коллектор. Изученные образцы хранятся на кафедре общей биологии Ставропольского педагогического института.

Звездочкой у вида отмечены виды, для которых числа хромосом приводятся впервые, звездочкой у числа — те, для которых установлены новые значения чисел хромосом.

цар, 9 IX 1978. **2n=32**.. Чечено-Ингушская АССР, левый берег р. Шаро-Аргун в окр. с. Шарой, 23 VIII 1988.

A. caucasicus Pall., **2n=16**. ГССР, Сагареджойский р-н, с. Гареджи, 7 IX 1983; АзССР, Евлахский р-н, с. Ханабад, 10 IX 1983.

* *A. ciceroides* Sosn., **2n=64**. Ставропольский край, окр. Сенгилеевского водохранилища, 22 VII 1975; Шпаковский р-н, хутор Извещательный, 21 VIII 1988; Карачаево-Черкесская АО, с. Учкулан, 24 IX 1982; Дагестанская АССР, Кизилюртовский р-н, с. Чонтаул, 6 VIII 1981; Буйнакский р-н, с. Терменлик, 10 VIII 1981.

A. circassicus Grossh., **2n=16**. Краснодарский край, г. Геленджик, 28 VIII 1986.

* *A. cyri* Fomin, **2n=16**. АзССР, Нагорно-Карабахская АО, окр. с. Неркин-Оратаг, 11 IX 1983.

* *A. denudatus* Stev., **2n=32**. Северо-Осетинская АССР, с. Зинцар, 9 IX 1978; Чечено-Ингушская АССР, Советский р-н, с. Итумкале, 20 VIII 1988; Дагестанская АССР, с. Ирганой, 14 VIII 1981; АзССР, ущелье р. Тертер, окр. с. Шуртан, 14 IX 1983.

* *A. eugenii* Grossh., **2n=32**. АзССР, верховья р. Тертер, в 3 км выше курорта Истису, 13 IX 1983.

* *A. frickii* Bunge, **2n=16**. Ставропольский край, Тебердинский заповедник, левый берег р. Хутый, 24 VII 1969.

* *A. gjunaicus* Grossh., **2n=16**. ГССР, Чохатаурский р-н, курорт Бахмаро, 18 IX 1983.

* *A. haestiabundus* Lipsky, **2n=16**. Кабардино-Балкарская АССР, левый берег р. Черек-Безенгийский, в окр. с. Безенги, 18 VIII 1988; Чечено-Ингушская АССР, с. Итумкале, 18 VIII 1988; с. Шарой, 23 VIII 1988; с. Химой, 24 VIII 1988.

* *A. humilis* Bieb., **2n=64**. Кабардино-Балкарская АССР, с. Безенги, 18 VIII 1988.

* *A. hyrcanus* Pall., **2n=16**. Дагестанская АССР, берег Каспийского моря, в 5 км южнее г. Махачкала, 2 VIII 1981.

A. interpositus Boriss., **2n=16**. Ставропольский край, Шпаковский р-н, хутор Извещательный, 21 VIII 1980. **2n=16, 32**. Ставропольский край, г. Светлоград, 23 VIII 1980. **2n=32**. Ставропольский край, окр. Сенгилеевского водохранилища, 3 VIII 1977; Кабардино-Балкарская АССР, с. Верхняя Балкария, 12 IX 1982; с. Безенги, 18 VIII 1988.

A. karakugensis Boriss., **2n=16**. Дагестанская АССР, бархан Сарыкум, 9 VIII 1978, 4 VIII 1981.

* *A. kazbeki* Charadze, **2n=16**. Кабардино-Балкарская АССР, с. Безенги, 13 IX 1982, 18 VIII 1988.

A. lasioglottis Stev. ex Bieb., **2n=16**. Ставропольский край, левый берег р. Малый Зеленчук, в 3 км ниже с. Эльбурган, 26 VI 1979.

* *A. levieri* Freyn ex Somm. et Levier, **2n=16**. Краснодарский край, гора Оштен, 19 VII 1978; Кабардино-Балкарская АССР, гора Чегет, 27 VII 1987.

A. longipetalus Chater, **2n=16**. Ставропольский край, г. Светлоград, 23 VIII 1980; Дагестанская АССР, бархан Сарыкум, 4 VIII 1981.

* *A. microcephalus* Willd., **2n=32**. АрмССР, г. Раздан, 3 X 1984.

A. onobrychis L., **2n=16**. Крымская обл., г. Симферополь, 3 IX 1984. **2n=32**. Краснодарский край, г. Геленджик, 24 VIII 1986. **2n=64**. Ставропольский край, хутор Извещательный, 21 VIII 1980; станица Темнолесская, 28 VIII 1979; г. Усть-Джегута, 24 VIII 1988; пос. Мичуринский, 28 VII 1979; Северо-Осетинская АССР, окр. г. Моздок, 6 IX 1978; Дагестанская АССР, Левашинский р-н, с. Каракадани, 15 VII 1981; Гимринский хребет, Араканский перевал, 13 VIII 1981.

* *A. polygala* Pall., **2n=16**. Краснодарский край, Мостовский р-н, пос. Псебай, 7 VI 1981.

* *P. pseudotataricus* Boriss., **2n=48**. Ставропольский край, окр. Сенгилеевского водохранилища, 3 VIII 1977.

* *A. reduncus* Pall., **2n=16**. Ставропольский край, Карачаево-Черкесская АО, с. Учкулан, 24 IX 1982; с. Хурзук, 24 VII 1983.

* *A. robustus* Bunge, **2n=32**. АрмССР, г. Раздан, 3 X 1984.

* *A. ruprechtii* Bunge, **2n=16**. Дагестанская АССР, Левашинский р-н, с. Каракадани, 15 VIII 1981. **2n=32**. Дагестанская АССР, Буйнакский р-н, с. Аркас, 13 VIII 1981.

* *A. salatavicus* Bunge, **2n=16**. Северо-Осетинская АССР, с. Нижний Ларс, 6 IX 1983; Чечено-Ингушская АССР, Советский р-н, с. Асланбек-Шерипова, 22 VIII 1988.

A. sevangensis Grossh., **2n=32**. АзССР, верховья р. Тертер, окр. курорта Истису, 13 IX 1983.

* *A. stevenianus* DC., **2n=32**. Дагестанская АССР, с. Ирганой, 14 VIII 1981; у слияния Аварского Койсу с Каракойсу, 10 VIII 1974.

* *A. subuliformis* DC., **2n=16**. Северо-Осетинская АССР, с. Зинцар, 9 IX 1978.

A. troizkii Grossh., **2n=32**.* АзССР, верховья р. Тертер, курорт Истису, 13 IX 1983.

A. utriger Pall., **2n=16**. Краснодарский край, окр. г. Новороссийска, 27 V 1978.

Ставропольский государственный
педагогический институт.

Получено 28 XII 1988.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.26

H. Croasdale, E. A. Flint. Flora of New Zealand: freshwater algae, *Chlorophyta*, Desmids: with ecological comments on their habitats. Vol. II. *Actinotaenium*, Cosmarium, Cosmocladium, Spinocosmarium, Xanthidium. — Botany Division, D. S. I. R., Christchurch, New Zealand, 1988. 147 p.

A. F. LUKNITSKAYA. (*A REVIEW*)

Хорошо известно, что группа десмидиевых водорослей, рассматриваемая в настоящее время большинством альгологов в ранге порядка *Desmidiales* — одного из четырех порядков четко дифференцированного и своеобразного класса *Conjugatophyceae* (*Chlorophyta*), широко распространена в пресноводных водоемах всего земного шара (свыше 4000 видов) и вполне оправданно заслуживает глубокого и всестороннего изучения. Поэтому рецензируемая работа, представляющая собой часть трехтомной монографии, посвященной десмидиевым водорослям, серии «Флора Новой Зеландии», является весьма своевременной, охватывающей один из южных, ранее флористически не изученных до такой степени подробно районов земного шара.

Прежде чем перейти к рассмотрению работы уместно сказать несколько слов о ее авторах. Ханна Кроасдале (Hannah Croasdale) работала в Университете в Пенсильвании (США). В настоящее время является заслуженным профессором на пенсии (в отставке). Ее публикации включают исследования по Аляске, Северной Канаде, тропической Африке, Южной Америке и Северной Австралии, некоторые из них проведены совместно с Р. Гронбладом и Х. М. Скоттом. Кроме того, она иллюстрировала монографию Е. Тейлинга по роду ставродесмус и была одним из авторов «Конспекта североамериканских десмидиевых». Элизабет Флинт (Elizabeth Flint) работала в лаборатории Metropolitan Water Board в Лондоне (Великобритания). Ее публикации, известные с 1955 г., являются результатом работы в новозеландском отделе научного и промышленного изучения водорослей.

Авторами проведена огромная работа по изучению группы водорослей, охватывающей свыше 30 родов, относящихся к саккодермовым и плакодермовым десмидиевым Новой Зеландии.[1]

Этот том является вторым из трех запланированных по десмидиевым водорослям Новой Зеландии. Первый том опубликован в 1986 г. и в основном посвящен саккодермовым десмидиевым. В него вошли: *Spirotaenia*, *Mesotaenium*, *Roya*, *Cylindrocystis*, *Netrium*, *Genicularia*, *Gonatozygon*, *Penium*, *Pleurotaenium*, *Triploceras*, *Tetmemorus*, *Closterium*, *Micrasterias*, *Euastrum*. Рецензируемый том включает роды: *Cosmarium*, *Cosmocladium*, *Actinotaenium*, *Spinocosmarium*, *Xanthidium*. В третий том войдут оставшиеся роды: *Staurodesmus*, *Arthrodesmus*,

[1] Здесь и далее таксономическое разграничение десмидиевых приводится в понимании авторов монографии. В настоящее время большинство альгологов мира рассматривают конъюгаты как класс *Conjugatophyceae*, включающий 4 порядка: *Mesotaeniales*, *Gonatozygales*, *Zygnematales* (приравниваемые ранее к классу *Saccodermae*) и *Desmidiales* (приравниваемые ранее к классу *Placodermae*).

Staurastrum, *Teilingia*, *Sphaerozosma*, *Onychonema*, *Spondylosium*, *Hyalotheca*, *Groenbladia*, *Bambusina*, *Desmidium*, *Phymatodocis*.

Чтобы дать характеристику, наиболее полно отражающую содержание монографии по десмидиевым во «Флоре Новой Зеландии», желательно было бы иметь все три тома этой работы. Тем не менее, имея на руках лишь один второй том, можно составить вполне определенное и отчетливое представление как о содержании всей монографии в целом, так и о значении ее для альгологов мира.

Рассматриваемый том включает всего пять родов десмидиевых, из которых род *Cosmarium* является наиболее крупным, насчитывающим в мире свыше 1200 видов. В монографии приводится свыше 30 видов рода космариум, 14 видов рода актинотениум, 2 вида рода космокладиум, 2 вида рода спинокосмариум и 13 родов ксантидиум. Следует подчеркнуть, что авторами дается подробная характеристика каждого таксона, а также сведения о распространении видов, общих для большинства континентов, и космополитов.

Работа построена весьма оригинально. В четырех местах по ходу повествования отдельными вставками идут биографии известных десмидиологов мира с их фотопортретами (J. Ralfs, W. M. Maskell, H. L. Skuja, C. F. O. Nordstedt). После предисловия приводятся рисунки с объяснением необходимых для работы с десмидиевыми морфологических понятий. Далее идут подробные описания мест сбора с указанием их географического положения и экологических особенностей, а также карта, показывающая места сбора проб (всего 156 мест взятия проб), из них для 16 местообитаний приведены прекрасные цветные иллюстрации. Далее в систематической части помещен ключ для определения всех родов мезотениевых и десмидиевых водорослей, рассматриваемых в трех томах, и отдельно ключ для идентификации десмидиевых, представленных только во втором томе.

Систематическая часть рецензируемого тома построена следующим образом: для каждого рода дается ключ для определения видов; каждый вид сопровождается описанием, синонимикой, местом сбора, характеристикой местообитания и распространения. Те виды, которые встречаются в ископаемом состоянии, отмечены звездочкой (интересно, что это в основном виды рода космариум). Приводятся внутривидовые таксоны. Особо следует остановиться на роде *Cosmarium*. Ключ для этого рода построен по тем же критериям, которые положены в основу ключа в монографии W. West, G. S. West (1905) (по типу оболочки клетки выделены две группы, в каждой из которых выделяются секции на основании формы полуклеток, и уже внутри каждой секции даются ключи для определения видов рода космариум Новой Зеландии). В ключах рядом с видовыми названиями приводятся номера таблиц и рисунков, где изображен данный вид.

В качестве недочета следует отметить тот факт, что искать виды после идентификации их по ключу очень неудобно, так как они не пронумерованы, а в тексте идут по алфавиту. Приятно отметить наличие в конце работы словаря (с. 126—128) с объяснением терминов, встречающихся в этом томе и расположенных по алфавиту, что намного облегчает пользование монографией альгологам разных профилей. Список литературных источников, приведенный в конце книги, насчитывает около 400 названий. Завершается том указателем родов, видов, форм и разновидностей.

Безусловно, монография по десмидиевым водорослям (состоящая из трех томов) из серии «Флора Новой Зеландии», выполненная на оригинальном материале и посвященная южным районам земного шара, нужна как сводка и руководство большому числу альгологов мира.

А. Ф. Лукницкая.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 20 III 1989.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.55 Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

О ПУБЛИКАЦИЯХ ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. РЮБЕЛЯ В ЦЮРИХЕ

T. A. RABOTNOV. (*A REVIEW*). ON PUBLICATIONS OF THE RUBEL GEOBOTANICAL INSTITUTE IN ZURICH

Геоботанический институт в Цюрихе был организован в 1918 г. крупнейшим швейцарским геоботаником Э. Рюбелем на его средства. В его задачу входило способствовать геоботаническим исследованиям, в особенности геоботаническому изучению отдельных регионов. Геоботаника понималась Э. Рюбелем широко, в нее включались: ботаническая география (география видов и сообществ), экология видов и сообществ, история (филогения) видов и сообществ.

С 1958 г. Институт входит в состав Швейцарской федеральной высшей технической школы, существует на государственные средства, получил имя своего основателя Э. Рюбеля. При Институте существует комиссия по организации международных ботанико-географических экскурсий. Институт издает «Veröffentlichungen» с 1924 г. и «Berichte» с 1929 г. В «Veröffentlichungen» печатаются отдельные монографии, реже — сборники статей, например в выпусках, посвященных международным ботанико-географическим экскурсиям. В «Berichte» публикуются ежегодные отчеты о деятельности Института, включая списки работ, опубликованных его сотрудниками за год, и сравнительно небольшие по объему статьи. В изданиях Института публикуются работы не только его сотрудников, но и работы других швейцарских и зарубежных ботаников. Ниже кратко рассмотрены наиболее существенные публикации Института (начиная с 1977 г.).

Директорами Института были: до 1931 г. — Г. Брокман-Ерош (H. Brockman-Jerosch); с 1931 по 1958 г. — В. Люди (W. Ludi); с 1958 г. по 1966 г. — Г. Элленберг (H. Ellenberg); с 1966 г. по настоящее время — Э. Ландольт (E. Landolt). Э. Ландольту в связи с его 60-летием посвящен выпуск Veröffentlichungen («Festscrift») «Аспекты геоботаники» с подзаголовком «Биосистематическая экология и флористика. Генетическая экология и популяционная биология. Физиологическая экология. Геоботаника. Почвоведение и анализ среды. Учение об экосистемах» (Urbanska, 1986b). Перечисленные вопросы в подзаголовке книги, посвященной Ландольту, отражают широту его научных интересов; Ландольт — ботаник широкого профиля (Urbanska, 1986a). Он прошел докторантуру под руководством проф. В. Коха (W. Koch) и защитил диссертацию на тему «Цитолого-систематические исследования группы видов *Ranunculus montanus* Willd. в Альпах и Юре». В 1953—1955 гг. он работал в США как стипендиат Фонда Карнеги в Калифорнийском технологическом институте в Пасадене, где познакомился с классическими исследованиями Клозена, Кека и Хизи (Clausen, Keck, Hiesy) по экотипам. Эти работы оказали большое влияние на последующую исследовательскую деятельность Ландольта. Он рано осознал, что экологическая наука (в широком смысле) базируется на таксономии и тесно связана с систематикой и флористикой. По Ландольту, изучение генетических и популяционно-биологических аспектов, как и физиологических процессов, имеет большое значение для понимания взаимоотношений между растениями и средой. Э. Ландольт — крупнейший специалист по *Lemnaceae*. В 1957 г. он защитил вторую докторскую диссертацию (habilitation) по физиологии и экологии рясок. Им опубликовано большое число статей о рясках, а в 1986 г. — монография «Семейство *Lemnaceae*, монографическое изучение» (Landolt, 1986). Другой очень ценной монографией Ландольта является его «Oekologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora» (Landolt, 1977). В ней содержатся экологические шкалы, в которых 3364 вида сосудистых растений и 45 видов мхов охарактеризованы их отношением к увлажнению, реакции почвы,

обеспеченности элементами минерального питания, содержанию в почве органического вещества, механическому составу почвы, освещению, температурному режиму, континентальности климата. Пользуясь этими шкалами, по геоботаническим описаниям растительности можно определить условия среды (рецензия на эту книгу опубликована в Бот. журн. 1979. Т. 64, № 7. С. 1065—1067). Приведенная выше характеристика Ландольта имеет значение для понимания направления исследовательских работ возглавляемого им Института.

Помимо директора исследования проводят 6 высококвалифицированных сотрудников, свыше 20 докторантов и дипломники. Тематика научных исследований весьма разнообразна. Основное внимание уделяется природоохранным вопросам по программе «Человек и биосфера» по разделу «Воздействие человека на горные экосистемы».

Составлен список видов сосудистых растений Швейцарии, нуждающихся в охране (Landolt et al., 1982), включающий 773 вида (28 % флоры страны). Выделены следующие группы видов: исчезнувшие или, во всяком случае, не обнаруженные за последнее время (46 видов); находящиеся под угрозой исчезновения (213 видов); находящиеся в «угрожаемом состоянии» (261 вид); редкие (194 вида). Особо выделена группа видов, привлекающих внимание туристов (59 видов). Проводились и проводятся исследования сообществ, находящихся под угрозой исчезновения.

Основными районами полевых исследований сотрудников Института были: высокогорный район близ Давоса (кантон Граубюнден) и предгорья к северу от Цюриха близ Шафгаузена. Район Давоса представлял особый интерес в связи с большими различиями абсолютных высот и почв, формирующихся на карбонатных, силикатных и серпентиновых горных породах. Здесь исследования проводятся более 20 лет (Gigon, 1971; Dickenmann, 1980, 1982a, b; Fossati, 1980; Vetterli, 1982; Gassner, 1986; Zumbühl, 1986; Urbanska et al., 1987, и др.). Составлена геоботаническая карта для территории 94 км² в пределах абсолютных высот от 1530 до более 3000 м в масштабе 1 : 10 000 (Zumbühl, 1986). Выделены следующие группы типов сообществ: леса и кустарники — 15 типов; кустарничковые, шпалерно-кустарниковые и высокотравные (*Calamagrostis varia*) сообщества — 6 типов; влажные и сырые местообитания — 4 типа; удобряемые сенокосы (Fettwiesen) — 7 типов; субальпийские пастбища (за исключением расположенных на доломитах) и стойбища — 6 типов; альпийские луга на кислых силикатных почвах — 6 типов; пастбища на циркумнейтральных почвах и альпийские луга на доломитах — 5 типов; альпийские луга на серпентинах — 2 типа; растительность осыпей и неразвитых почв — 6 типов. Следовательно, для объединения типов в группы использованы различные критерии. Каждый тип охарактеризован его распространением, условиями произрастания растений, в том числе доминантов, принадлежностью к ассоциации по Браун-Бланке, мероприятиями, необходимыми для сохранения его в современном состоянии. Рекомендовано 11 нормативов использования с учетом существующих его форм и природных условий. Они включают: запрещение выпаса, в том числе на склонах крутизной более 60°; слабое сенокосное использование (по возможности вручную); краткосрочный выпас молодняка по хорошо просохшей почве; ежегодное 1—2-кратное скашивание травы (для высокопродуктивных удобряемых сенокосов); скашивание 1 раз в 2—4 года; запрещение внесения удобрений; внесение фосфорно-калийных удобрений 1 раз в 6—8 лет; запрещение использования для лыжного спорта и др.

Более детальное картирование (в масштабе 1 : 2500 на площади 56 га) было проведено для растительности бедных силикатных почв в пределах абсолютных высот 2270—2636 м (Vetterli, 1982). На основе свыше 200 описаний растительности на площадках 9—10 м² выделены 13 типов, образующих непрерывные ряды по трем градиентам, главным образом по мощности снегового покрова и длительности его залегания. Каждый тип был охарактеризован экологически

на основе использования шкал Ландольта. Растительность 6 типов могла быть отнесена к ассоциациям, установленным Браун-Бланке и Обердорфером. Растительность 7 типов занимала промежуточное положение между ранее установленными ассоциациями по Браун-Бланке. Автор объясняет существующее у многих исследователей представление о дискретности растительных сообществ выбором для описания растительности «типичных» участков. Аналогичные результаты получены при изучении сенокосов на бедных почвах. Растительность большинства выделенных типов было трудно отнести к ассоциациям, выделенным по Браун-Бланке, в силу ее промежуточного состава (Zumbühl, 1983). Лучшей формой использования таких лугов, богатых редкими и охраняемыми видами, признается выкашивание 1 раз в 2 года при относительно позднем сроке скашивания. Удобрения вносить не рекомендуется, допустимо лишь внесение фосфорно-калийных удобрений 1 раз в 8—10 лет в дозах 100—120 кг/га P_2O_5 и 120—150 кг/га K_2O. Допускается неежегодный или ежегодный в различные периоды вегетационного сезона выпас овец. При отсутствии скашивания на таких лугах разрастаются кустарнички, луга превращаются в пустоши.

Специальные исследования в районе Давоса были проведены для определения продуктивности лугов (Peterer, 1986), а также для выяснения влияния лыжного спорта на субальпийские луга (Mesterhaus-Kronenberg, Krüse, 1986).

Изучалось прорастание семян и развитие всходов высокогорных растений силикатных и карбонатных почв (Fossati, 1980). Опыты проводились в лаборатории, в вегетационном домике, в полевых условиях (в районе Давоса). Изучено влияние на прорастание семян скарификации, стратификации и воздействия гиббереллoвой кислоты. Стратификация не дала положительных результатов, возможно, потому, что ее длительность (100 дней) была недостаточной для семян растений, произрастающих в условиях зимнего периода, продолжающегося 5—6 мес. Семена видов, приуроченных к местам длительного залегания снега и, следовательно, обитающих в условиях короткого вегетационного сезона, прорастали быстро, в то время как семена видов, произрастающих в местах с ранним стаиванием снегового покрова, прорастали с различной скоростью.

В вегетационном домике молодые растения видов силикатных почв росли лучше на силикатной почве, а виды карбонатных почв — на карбонатной. Отмирание молодых растений в полевых условиях для «силикатных» видов было больше на карбонатной почве, а для «карбонатных» — на силикатной. Максимальное отмирание молодых растений летом наблюдалось в разреженной растительности карбонатных почв, а зимой — в более сомкнутой растительности силикатных почв.

Дополнительные данные были получены при изучении прорастания семян 28 видов альпийских растений с силикатных и карбонатных почв при проращивании их на почвах различного химического состава (Weillenmann, 1981). Семена 4 видов не прорастали без предварительной обработки. В прорастании семян большинства видов на почвах различного химического состава не обнаружено заметных различий. Это подтверждает выводы многих исследователей о том, что химизм почвы оказывает влияние на молодые растения только после полного использования проростками запасных веществ семени. Развитие молодых растений на различных почвах было неодинаковым и зависело от химизма почв. В общем развитие молодых особей «карбонатных» видов было одинаковым на силикатных и карбонатных почвах, а у «силикатных» видов было значительно лучше на силикатных, чем на карбонатных почвах, где они страдали от хлороза.

Прорастание семян и развитие молодых всходов изучены также для 21 вида альпийских растений с серпентиновых почв (Zuur-Isler, 1982). Установлено своеобразие каждого вида, проявляющееся уже при прорастании семян. Семена многих видов обладали выраженной стадией покоя, их всхожесть значительно возрастала при скарификации, стратификации или обработке гиббереллoвой

кислотой. Семена полупаразитных растений *Thesium alpinum* и *Bartsia alpina* без предварительной обработки не прорастали. Скарификация, стратификация и гиббереллoвая кислота оказали слабое влияние на прорастание семян *Thesium*. Гиббереллoвая кислота сильно повышала прорастание семян *Bartsia*, а также *Gentiana campestris*. Установлены различия в прорастании семян экотипов одних и тех же видов с серпентиновых, силикатных и карбонатных почв.

Интересны результаты исследований с клонированием альпийских злаков (Urbanska et al., 1987). Изучено 11 видов со средним числом побегов в кусте 130. Растения, перенесенные из Давоса в Цюрих, разделялись на побеги, которые высаживались в контейнеры, наполненные смесью торфа и почвы. Из 2838 побегов отмерло только 278, что означает высокую потенциальную способность побегов к самостоятельному существованию. На следующий год хорошо раскустившиеся растения были пересажены в альпийский пояс Давоса (абсолютная высота 1860 м), временами поливались и затенялись от перегрева. Все 2400 особей прижились. 9 видов из 11, в том числе плохо цветущие в природных условиях, цвели. Отмечены экотипические различия. Так, *Agrostis rupestris* с силикатных почв довольно быстро развивала сильные особи, особи с карбонатных почв росли медленнее, и большее количество их побегов не прижилось. Признается возможным использовать клонирование злаков при восстановлении высокогорной растительности нарушенных мест.

В 1977 г. в издании Института было опубликовано ценное обобщение П. Мюллер-Шнайдера (Müller-Schneider, 1977) «Биология распространения цветковых растений» (см. рец. в Бот. журн. 1979. Т. 64, № 2. С. 291—293). Существенным дополнением к этой монографии служит другая книга того же автора (Müller-Schneider, 1986) «Биология распространения цветковых растений Граубюндена», в которой приводятся данные о распространении диаспор всех видов цветковых растений, входящих в состав флоры кантона Граубюнден. Граубюнден — горная страна с диапазоном абсолютных высот от 258 до 4049 м и площадью 7109 км^2. Разнообразие условий произрастания растений определяет то, что агенты распространения диаспор могут изменяться в отдельных высотных поясах.

В книге кратко охарактеризованы основные агенты распространения диаспор; приведен видовой состав муравьев, птиц, млекопитающих, участвующих в распространении диаспор в пределах Граубюндена. Основная часть книги включает список видов растений в систематическом порядке, в котором каждый вид кратко охарактеризован в отношении времени созревания семян, их размера и веса, типа распространения диаспор.

Список включает 1722 вида, одних осок — 77 видов! К автохорам отнесен 141 вид, из них к баллохорам — 100 и бластохорам — 41. Анемохоров — 1077 видов, из них с летательными придатками — 477; с наличием наполненных воздухом тканей — 169; распространяющихся по поверхности почвы или снега — 33; гидрохоров — 176; зоохоров — 605 видов, в том числе эпизоохоров — 116, гемерохоров — 472. 33 вида постоянно или временами образуют вегетативные диаспоры (вивипария). За последние 200 лет в состав флоры Граубюндена вошло 33 новых вида. Выраженность отдельных типов распространения диаспор изменяется с высотой местности над уровнем моря. Так, зоохория выражена в предгорьях (520—800 м) у 57 видов, в горном поясе (800—1350 м) — у 41, в субальпийском (1350—2100 м) — у 35, в альпийском (2100—2450 м) — у 35, в нивальном (2450—3200 м) — у 5 видов. Из 742 видов альпийского пояса — 574 (73.4 %) анемохоры; из 244 видов нивального пояса только 7 — не анемохоры.

Отмечено распространение диаспор анемохоров с летучками (ивы, тополя, сложноцветные) синзоохорно многими видами птиц. Птицы используют такие диаспоры как материал при постройке гнезд и распространяют их, частично теряя при транспортировке. Описано распространение диаспор моллюсками,

которых больше на карбонатных почвах, чем на силикатных, и в лиственных лесах по сравнению с хвойными.

Большинство видов растений, изученных в Граубюндене, входит в состав флоры СССР, поэтому монография Мюллер-Шнайдера может быть использована в нашей стране как ценный справочник по диаспорологии.

В предгорье работы Института были сосредоточены в районе Шафгаузена (к северу от Цюриха). Здесь в связи с интенсификацией сельского хозяйства многие малопродуктивные луга, кустарники и заболоченные земли превращены в пашню или в высокопродуктивные луга, а использование других угодий прекращено или стало более экстенсивным. В некоторых районах исчезли широко распространенные в прошлом прямокостровые луга (Mesobrometum), изменились условия существования «подстилочных», в частности, молиниевых лугов. Возникла необходимость в охране этих типов лугов.

Учитывая, что ограничивающим фактором на прямокостровых лугах является обеспечение растений водой, был изучен водный режим растений этого типа луга (Kuhn, 1983). Исследования проводились на лугу, относящемся к богатой видами (свыше 60 на 100 м^2) ассоциации Dauco—Salvio—Mesobrometum, возникшей на месте существовавших здесь в прошлом буковых лесов (абс. выс. 659 м, почва — рендзина на известняке). Характерны длительные или многократно повторяющиеся в течение вегетационного сезона периоды недостатка воды. Проведены опыты (в вегетационном домике, в полевых условиях) с вариантами: контроль; сухой вариант (задержка поступления атмосферных осадков); влажный вариант (дополнительное обеспечение водой). Изучались *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Plantago lanceolata*, *Salvia pratensis*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense*.

Особое внимание было уделено изучению устьичного аппарата. Установлены большие внутривидовые различия в устьичной проводимости листьев: они достигали соотношений 1 : 10 у ежи сборной и подорожника ланцетного, 1 : 20 — у костра прямого и даже 1 : 50 — у шалфея лугового. Различия между видами в проводимости листьев в полевых условиях были выражены сильнее в сухих, чем во влажных вариантах. Отдельные виды по-разному реагировали на особенности метеорологических условий. Межвидовые различия были особенно значительными в сухие теплые дни. Проводимость листьев была выше после скашивания, чем перед дефолиацией. Особенно сильно это выражено у ежи сборной, подорожника ланцетного и клевера лугового. Выяснено, что каждый вид характеризуется особым сочетанием приспособлений к произрастанию в условиях недостатка воды. Костер прямой создает в своих дерновинах благоприятный в отношении влажности воздуха микроклимат и обладает очень чувствительным устьичным аппаратом. Ежа сборная исключительно точно регулирует работу устьиц в зависимости от обеспечения водой; в течение неблагоприятных периодов она снижает массу живых надземных органов и переходит в состояние полупокоя. Шалфей луговой глубоко укореняется, потому достаточно хорошо обеспечен водой. Для него характерна сниженная транспирация в результате расположения устьиц на нижней стороне листьев, прилегающих к почве, что приводит, кроме того, к лучшему обеспечению растений CO_2. Установлен следующий ряд снижения приспособленности видов к недостатку воды: костер прямой → ежа сборная, шалфей луговой, подорожник ланцетный → клевер луговой, одуванчик.

Детальные исследования, включая эксперименты, были проведены для выяснения влияния деятельности полевки (Microtus arvalis (Pall.)) на растительность двух типов лугов: сухого, на бедных почвах (Mesobrometum), и высокопродуктивного, удобряемого луга (Arrhenatheretum) (Lentert, 1983). Полевки влияют на растительность как изменяя среду (роющая деятельность, тропинки, отложение экскрементов), так и в результате селективного стравливания. Из 112 изученных видов 38 изменили свое проективное покрытие в пределах колоний полевки по сравнению с пространством вне их. На удобряемом лугу

на деятельность полевок особенно положительно реагировали *Dactylis glomerata*, *Galium album*, *Achillea millefolium*, а на сухом, неудобряемом прямокостровом лугу — ежа сборная, подмаренник белый, *Sanguisorba minor*, *Primula veris*. Все виды бобовых (клевера ползучий, луговой, средний, люцерна хмелевидная, язвенник, лядвенец рогатый и др.), а также одуванчик реагировали на воздействие полевок отрицательно, положительно реагировали непоедаемые или плохо поедаемые полевками виды, а также способные размножаться вегетативным путем. Отрицательно реагировали виды, особенно хорошо поедаемые полевками. В пределах колоний полевок на сухом, неудобряемом лугу число видов возросло незначительно, а на удобряемом увеличилось на 16 %. С точки зрения охраны растительности, деятельность полевок признается полезной.

На лугах типа Mesobrometum изучено содержание жизнеспособных семян в почве (Ryser, Gigon, 1985). Исследования проводились в двух типах ассоциаций: Medicago falcatae—Mesobrometum — луг не перепахивался по крайней мере 100 лет, возможно, здесь никогда не было пашни; Dauco—Salvio—Mesobrometum — 40-летняя залежь. В почве (0—10 см) первого типа были обнаружены семена 37 видов в количестве около 3000 на м². Особенно много было семян *Carex flacca*, *Linum catharticum*, *Plantago lanceolata*, *P. media*, *Cerastium caespitosum*, *Picris hieracioides*, *Trifolium dubium*. В почве (0—5 см) второго типа обнаружены семена 46 видов в количестве примерно 5000 на м², главным образом *Veronica arvensis*, *Stellaria media* и менее часто *Cerastium caespitosum*, *Plantago lanceolata*, *Poa pratensis*, *Bellis perennis*. Семена 37 видов, входивших в состав травостоя, в первом типе не были обнаружены в почве, а во втором участке то же установлено для 31 вида. В то же время в почвенном запасе были обнаружены семена видов, отсутствующих в травостоях: в первом типе — 6, во втором — 8.

В почве выбросов полевки семян было меньше: в первом типе — 27 видов, из них 3 отсутствовали в образцах ненарушенной почвы; во втором типе — семена 40 видов, из них семена 2 видов отсутствовали в ненарушенной почве.

Детальные фенологические наблюдения были проведены на сухих лугах (Mesobrometum) при различном режиме скашивания: ежегодное скашивание в середине июня; скашивание в начале октября; скашивание 1 раз в 5 лет; отсутствие скашивания. Отдельные виды по-разному реагировали на изученные воздействия, причем изменения в фенологическом состоянии видов проявились значительно ранее, чем изменения в их проективном покрытии. Сделан вывод о том, что на основе фенологических наблюдений можно значительно раньше судить об изменениях, происходящих в фитоценозах под влиянием различных факторов (Krüsi, 1981).

В Швейцарии к автострадам примыкает примерно 3000 га склонов и других неиспользуемых мест, которые необходимо залужить. Из-за отложения большего количества свинца (при интенсивном автодвижении до 450 кг/га в год на 1 км автострады) трава с таких мест непригодна для скармливания скоту. Возникла мысль создать на таких склонах растительность, близкую к природной луговой, которая могла бы быть рефугиумом для редких видов растений. В частности, ставилась цель создать на южных склонах луга типа Mesobrometum (Klein, 1980; Wegelin, 1984).

Были проведены опыты в разных районах на различных почвах с посевом травосмесей из большего числа видов с использованием семян, имеющихся в продаже и собранных в природных фитоценозах. Из злаков лучше приживались костер прямой, овсяницы красная и овечья и мятлик луговой; из бобовых — лядвенец рогатый; из разнотравья — кровохлебка малая, черноголовка крупноцветная и др. В первые годы после посева в травостоях было много полевых сорняков и рудеральных растений. В последующие годы внедрение видов извне было незначительным. Созданные на склонах луга рекомендуется

скашивать поздно осенью и не отчуждать скошенную траву. К сожалению, швейцарским исследователям остались неизвестными системы мероприятий по созданию степных сообществ, разработанные в СССР ставропольскими ботаниками Д. С. Дзыбовым и Ю. К. Дударем.

В предгорьях понижения заняты заболоченными лугами, которые в прошлом выкашивались поздно осенью для получения подстилки для скотных дворов («подстилочные луга»). В настоящее время идет процесс деградации таких лугов в результате: 1) поступления в понижения со склонов элементов минерального питания, особенно азота, поскольку на окружающие луга вносятся большие дозы удобрений; 2) самоэвтрофикации при прекращении использования «подстилочных» лугов и, следовательно, отчуждения с урожаем элементов минерального питания; 3) внесения на них удобрений и более раннего, а иногда и многократного скашивания, что ведет к вытеснению молинии другими видами, более приспособленными к изменившимся условиям.

Элементы минерального питания растений, поступающие в понижения с поверхностными и почвенно-грунтовыми водами со склонов, занятых обильно удобряемыми лугами, перехватываются почвой и растениями периферических частей понижений. Здесь создается «буферная зона» пышно развитого высокотравья (*Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Carex acutiformis* и др., ассоциация Valeriano—Filipenduletum) шириной в 2—15 м. Существование такой «буферной зоны» предохраняет внутренние части понижений от эвтрофикации (Boller-Elmer, 1977).

В прошлом «подстилочные» луга скашивались поздно осенью (конец октября, ноябрь), а скошенная трава использовалась на подстилку в скотных дворах. С урожаем отчуждались элементы минерального питания, которые не восполнялись внесением удобрений. Произошел отбор растений, приспособленных к произрастанию на бедных (особенно доступным фосфором) почвах при поздних сроках скашивания. В ряде исследований была установлена значительная реутилизация элементов минерального питания в таких условиях растениями перед отмиранием их надземных органов. Так, судя по неопубликованным данным (Egloff, 1983), при изучении содержания в отдельных органах молинии фосфора и азота с августа по ноябрь было обнаружено перемещение осенью из надземных побегов в базальные междоузлия и в грубые корни 87 % содержавшегося в них фосфора и 43 % азота. Эти различия в степени реутилизации фосфора и азота отражают бо́льшую потребность местных растений в фосфоре, чем в азоте. Аналогичные данные (реутилизация 90 % фосфора и 80 % азота) получены сотрудниками Института (Kuhn et al., 1982).

При прекращении использования «подстилочных» лугов в результате отсутствия отчуждения надземных органов растений обеспеченность видов элементами минерального питания возрастает, происходят автоэвтрофикация и смена растительности. Примером могут быть результаты наблюдений над изменением растительности низинного болота, которая 30 лет тому назад (с 1956 г.) перестала использоваться (Gigon, Bocherens, 1985). В результате повторного картирования было установлено увеличение закустаренности, разрастание *Salix cinerea*, клоны которой расширяют занятую ими площадь путем нарастания в стороны (в результате укоренения прилегающих к почве ветвей) со средней скоростью 0.3—0.8 м в год. Пышно разрослось нитрофильное, отрицательно реагирующее на раннее скашивание высокотравье (*Filipendula ulmaria*, *Urtica dioica*, *Solidago serotina*). Высокотравье распространилось в местах, ранее занятых сообществами с преобладанием *Carex acutiformis*; площадь крупноосочников снизилась с 27 % в 1976 г. до 17 % в 1984 г. от общей площади массива, причем сохранившиеся осоковые травостои были сильно «засорены» крапивой. Заросли тростника в результате прекращения скашивания изменились мало.

Особый интерес представляет превращение осоковых сообществ в разнотравные. Обычно при прекращении скашивания травы на влажных и сырых

лугах в результате накопления мощного слоя опада и снижения испарения с поверхности почвы происходит дальнейшая гигрофитизация растительности. Здесь же произошла мезофитизация — явление, получившее название «биологического осушения». Причиной было увеличение расходования воды на транспирацию, так как мощные травостои, образованные широколистными видами, транспирировали значительно больше воды, чем осоковые травостои. В результате снижался уровень почвенно-грунтовых вод, улучшалась аэрация корнеобитаемого слоя почвы, возрастали интенсивность минерализации отмерших органов растений и обеспеченность растений элементами минерального питания. Установлены суточные колебания уровня грунтовых вод, которые в ясные солнечные дни, когда транспирация особенно интенсивна, достигали 5 и более сантиметров (Egloff, Naef, 1982). Такие колебания, действуя как насос (засасывая атмосферный воздух), улучшают аэрацию почвы. Виды крупнотравья размножаются вегетативно и быстро захватывают территорию; расширение клонов *Urtica dioica* происходит со скоростью в среднем около 0.5 м в год, а *Solidago serotina* — 0.3—0.8 м. Золотарник — растение, заносное из Северной Америки, и, возможно, именно это обстоятельство способствует его быстрому распространению в Западной Европе.

Для изучения образования «буферной зоны» на «подстилочных» лугах были проведены опыты с двухлетним внесением удобрений (NPK, PK), а также опыты с дополнительным скашиванием в июне и в июле помимо скашивания осенью в целях олиготрофизации лугов, подверженных эвтрофизации (Egloff, 1986). На контрольных вариантах обнаружены значительные изменения в растительности от года к году, что, безусловно, связано с неустойчивостью водного режима этих местообитаний. Влияние удобрений на растительность снижалось по мере увеличения влажности почв. Среди растений, особенно благоприятно реагировавших на внесение NPK, были *Calamagrostis epigeios*, *Solidago serotina*, *Cirsium palustre*, *Agrostis gigantea*. Интересна положительная реакция на сырых лугах вейника наземного, растения достаточно «сухой экологии».

Дополнительное скашивание в течение двух лет, особенно если оно проводилось в июле, обусловило некоторую олиготрофизацию, главным образом в результате снижения содержания в почве доступных форм азота и калия и в значительно меньшей степени — фосфора. На раннее скашивание особенно отрицательно реагировала *Filipendula ulmaria*. Тростник при ежегодном скашивании образует более низкорослые, но более густые травостои. При раннем скашивании он быстро исчезает; в мелководьях при 1—2-кратном скашивании вместо него разрастаются *Carex stricta* и *C. elata*. Проблеме эвтрофизации водоемов посвящена работа Klotzli (1986). В ней отмечено, что в Швейцарии с 1951 г. по 1980 г. применение удобрений возросло: азотных — в 7 раз, фосфорных — в 1.6, калийных — в 3.3 раза, это не могло не сказаться на водной и болотной растительности, в частности происходит разрушение тростниковых зарослей (снижение содержания склеренхимы в побегах тростника, поселение нитчатых водорослей, внедрение нитрофильных растений).

В составе сотрудников Института есть микологи. Тщательные многолетние наблюдения были выполнены в районе Шафхаузена по выявлению состава микобиоты на сухом лугу (Mesobrometum), на удобренном лугу, в сосновом (Brachipodio Pinetum) и в буковом (Carice Fagetum) лесах (Brunner, 1987). Состав микобиоты лугов, соснового и букового лесов был существенно различным. В лесах обнаружено большое число видов сапротрофных грибов и относительно мало микоризообразующих грибов. Ряд видов макромицетов приспособился к ежегодному скашиванию травы и образует на лугах плодовые тела. Прекращение скашивания способствует увеличению видового состава грибов в связи с формированием мощного горизонта, образованного разлагающимися отмершими органами растений. Весенний обжиг не вредит грибам, их видовое разнообразие даже несколько возрастает за счет нитрофильных видов. Внесе

ние удобрений отрицательно сказывается на грибах, за исключением некоторых нитрофилов. В том же районе изучен сосновый лес (Molinio—Pinetum) на мергелистой рендзине (Roth, 1979). При изучении анатомического строения корней травянистых растений у *Molinia litoralis*, *Carex flacca*, *Calamagrostis varia* обнаружена хорошо развитая аэренхима, что означает недостаточное содержание (возможно, периодическое) кислорода в почвенном воздухе. В корнях *Brachypodium pinnatum* аэренхимы не обнаружено. Изучение образования в корнях растений аэренхимы можно рассматривать как метод обнаружения недостаточной аэрации почвы. Из других работ по изучению лесной растительности следует упомянуть интересную монографию о распространении и экологии тисса (*Taxus baccata*) в Швейцарии (Leuthold, 1980).

Ряд исследований проведен для выяснения микродифференциации видов в зависимости от условий их произрастания. Примером может быть работа Ландольта (Landolt, 1985) по выяснению дифференциации видов удобряемых лугов в районе Давоса в зависимости от абсолютной высоты. Изучено 18 групп видов. В 6 группах не обнаружено явных морфологических различий у растений, произраставших на различной высоте. Среди остальных 12 групп видов выделен ряд особенностей изменения морфологических признаков в зависимости от высоты местности. Иногда влияние абсолютной высоты сочетается с воздействием других экологических факторов.

В районе Давоса изучалась также дифференциация *Silene vulgaris* s. l. в альпийском поясе в зависимости от произрастания на силикатных, карбонатных и серпентиновых почвах (Schoop-Brockmann, Egger, 1980). Наблюдения проводились как в природных условиях, так и в Цюрихе над растениями из семян, собранных на соответствующей почве, и выращенными на тех же почвах. Установлены значительные различия между растениями силикатных, карбонатных и серпентиновых почв. Аналогичные исследования были проведены в районе Давоса с *Biscutella laevigata* (Gassner, 1986).

В Институте ведутся обширные генетико-экологические исследования, в частности по изучению цианогенных форм у ряда видов (Urbanska-Worytkiewicz, Schwank, 1979; Dickenmann, 1980, 1982a; Urbanska, 1982, 1984).

Сравнительно небольшое внимание в Институте уделяется разработке теоретических вопросов фитоценологии. К ним относятся работы Жигона (Gigon, 1978, 1983; Gigon, Ryser, 1986).

Три выпуска Veröffentlichungen посвящены 16-й Международной ботанико-географической экскурсии в 1978 г. в юго-восточную часть США (Каролина) (Lieth, Landolt, 1979, 1980; Lieth, Landolt, Peet, 1981); один выпуск посвящен 17-й Международной ботанико-географической экскурсии в 1983 г. в северную Аргентину (Eskuche, Landolt, 1986).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Boller-Elmer K. C. Stickstoff-Düngseinfluβe von Intensiv-Grünland auf Streu und Moorwiesen // Veröffent. d. Geobot. Inst. d. Eidg. Techn. Hochen Schule, Stiftung Rübel, in Zurich.* 1977. Hf 63. S. 103. — *Brunner J.* Pilzökologische Untersuchungen in Wiesen und Brachland in der Nordschweiz (Schaffhauser Jura) // Veröffent. 1987. Hf 92. S. 241. — *Dickenmann R.* Microdifferentiation patterns in *Ranunculus montanus* Willd. s. l. // Berichte. 1980. Hf 47. S. 46—49. — *Dickenmann R.* Cyanogenesis of *Ranunculus montanus* s. l. from Swiss Alps / Berichte. 1982a. Hf 49. S. 56—75. — *Dickenmann R.* Genetisch-ökologische Untersuchungen in *Ranunculus montanus* Willd. s. l. aus der alpine Stufe von Davos (Graubünden) // Veröffent. 1982b. Hf 78. S. 89. — *Egloff T.* Der Phosphor als primär limitierenden Nährstoff in Streuwiesen (Molinion) // Berichte. 1983. Hf 50. S. 119—148. — *Egloff T.* Auswirkung und Beseitigung von Düngungseinflussen auf Streuwiesen // Veröffent. 1986. Hf 89. S. 183. — *Egloff T., Naef E.* Grundwasserstandmessungen in Streuwiesen der unteren Reusstales // Berichte. 1982. Hf 49. S. 154—194. — *Eskuche U., Landolt E.* (Eds.) Contributions to the know-

ledge of flora and vegetation of northern Argentina // Veröffent. 1986. Hf 97. S. 332. — *Fossati A.* Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen // Veröffent. 1980. Hf 73. S. 193. — *Gassner M.* Genetic-ecological investigations in *Biscutella laevigata* L. // Veröffent. 1986. Hf 86. S. 86. — *Gigon A.* Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonatboden. Konkurenz- und Stickstofformenversuche sowie standortskundliche Untersuchungen im Nardetum und im Seslerietum bei Davos // Veröffent. 1971. Hf 48. S. 159. — *Gigon A.* Konvergenz auf verschiedenen Organisationstufen, invesondere bei Gebüsch-Ökosystemen der Hartlaubgebiete // Berichte. 1978. Hf 45. S. 64—133. — *Gigon A.* Über das biologische Gleichgewicht und seine Beziehungen zur ökologischen Stabilität // Berichte. 1983. Hf 50. S. 149—177. — *Gigon A., Bocherens J.* Wie rasch verändert sich ein nicht mehr gemächtes Ried im Schweizer Mittelland // Berichte. 1985. Hf 52. S. 53—65. — *Gigon A., Ryser P.* Positive Interaction zwischen Pflanzenarten. 1. Definition und Beispiele aus Grünland-Ökosystemen // Veröffent. 1986. Hf 87. S. 372—387. — *Klein A.* Die Verhalten an Nationalstraßenböschungen der Nordschweiz und ihre Eignung für den Naturschutz // Veröffent. 1980. Hf 72. S. 75. — *Klotzli F.* Tendenzen zur Eutrophierung in Feuchtgebieten // Veröffent. 1986. Hf 87. S. 343—361. — *Krüsi B.* Phenological methods in permanent plot research. The indicator value of phenological phenomena. — A study in limestone grassland in northern Switzerland // Veröffent. 1981. Hf 75. S. 115. — *Kuhn U.* Bedeutung des Pflanzenwasserhaushaltes für Koexistenz und Artenreichtum von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) // Veröffent. 1983. Hf 83. S. 118. — *Kuhn U., Leupi E., Oberholzer-Tschotscher B., Oberholzer A. R.* Rückzug von Nährstoffen bei *Molinia coerulea* in Herbst // Berichte. 1982. Hf 49. S. 146—153. — *Landolt E.* Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröffent. 1977. Hf 64. S. 203. — *Landolt E.* Hohendifferenzierung einiger Artengruppen von Blütenpflanzen in Fettwiesen der Davoser Gebiet (Graubünden, Schweiz) (vorlaufige Mitteilung) // Berichte. 1985. Hf 52. S. 117—129. — *Landolt E.* Biosystematische Untersuchungen in der Familie der Wasserlinsen (*Lemnaceae*). Bd 2. Die Familie der *Lemnaceae*, eine monographische Studie // Veröffent. 1986. Hf 71. S. 566. — *Landolt E., Fuchs H. P., Heitz C., Sutter R.* Bericht über die gefährten und selten Gefässpflanzenarten der Schweiz («rote Liste») // Berichte. 1982. Hf 49. S. 195—218. — *Lentert A.* Einfluß der Feldmaus Microtus arvalis (Pall.) auf die floristische Zusammensetzung von Wiesen-Ökosystemen // Veröffent. 1983. Hf 79. S. 203. — *Leuthold C.* Die ökologische und pflanzensoziologische Stellung der Eibe (*Taxus baccata*) in der Schweiz // Veröffent. 1980. Hf 67. S. 217. — *Lieth H., Landolt E.* (Eds.) Contributions to the knowledge of flora and vegetation in the Carolinas // Veröffent. 1979. Vol. 1, Hf 68. S. 297. — *Lieth H., Landolt E.* (Eds.) Contributions to the knowledge of flora and vegetation in the Carolinas // Veröffent. 1980. Vol. 2, Hf 69. S. 185. — *Lieth H., Landolt E., Peet R. K.* (Eds.) Contributions to the knowledge of flora and vegetation in the Carolinas // Veröffent. 1981. Vol. 3, Hf 77. S. 171. — *Mesterhaus-Kronenberg H., Krüse B.* Auswirkungen des Skibetriebes auf subalpine Fettwiesen (Polygono-Trisetion) im Raum Davos (Schweiz) // Veröffent. 1986. Hf 88a. S. 131—152. — *Müller-Schneider P.* Verbreitungs-Biologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. Zweite Auflage // Veröffent. 1977. Hf 61. S. 260. — *Müller-Schneider P.* Verbreitungs-Biologie der Blütenpflanzen Graubündens // Veröffent. 1986. Hf 85. S. 263. — *Peterer R.* Ertragsleistung und Ertragspotential der Grünlandgesellschaften in Raum Davos (Schweiz) // Veröffent. 1986. Hf 88a. S. 114—130. — *Roth Ch.* Soziologisch-ökologische Untersuchungen im Grenzbereich *Fagus sylvatica* L. / *Pinus silvestris* L. in der nordlichen Schweiz // Veröffent. 1979. Hf 66. S. 79. — *Ryser P., Gigon A.* Influence of seed bank and small mammals on the floristic composition of limestone grassland (Mesobrometum) in Northern Switzerland // Berichte. 1985. Hf 52. S. 41—52. — *Schoop-Brockmann J., Egger B.* Ökologische Differenzierung bei *Silene vulgaris* s. l. auf saurem Silikat, Karbonat und Serpentin in der alpinen Stufe bei Davos // Berichte. 1980. Hf 47. S. 50—74. — *Urbanska K. M.* Polymorphismus of cyanogenesis in *Lotus alpinus* from Switzerland. 1. Small-scale variability in phenotypic frequencies upon acid silicate and carbonate // Berichte. 1982. Hf 49. S. 35—55. — *Urbanska K. M.* Polymorphismus of cyanogenesis in *Lotus alpinus* from Switzerland. 2. Phenotypic and allelic frequencies upon silicate and carbonate // Berichte. 1984. Hf 51. S. 132—163. — *Urbanska K. M.* Elias Landolt — Wissenschaftler, Dozent, Kamerad // Veröffent. 1986a. Hf 87. S. 7—15. — *Urbanska K. M.* (Red.) Aspekte der Geobotanik. Festschrift Elias Landolt // Veröffent. 1986b. Hf 87. S. 387. — *Urbanska K. M., Hepti-Holenstein B., Elmer G.* Performance of some alpine grasses in single-tiller cloning experiments and in the subsequent revegetation trials above the timberline // Berichte. 1987. Hf 53. S. 64—90. — *Urbanska K., Schwank O., Fossati A.* Variation within *Lotus corniculatus* L. s. l. from Switzerland. 2. Reproductive behaviour of *Lotus alpinus* (DC.) Schleiden // Berichte. 1979. Hf 46. S. 62—85. — *Urbanska-Worytkiewicz K., Schwank O.* Variation within *Lotus corniculatus* L. s. l. from Switzerland. 3. Microdifferentiation in *L. alpinus* (DC.) Schleiden above the timberline // Berichte. 1979. Hf 47. S. 29—45. — *Vetterli L.* Alpine Rasengesellschaften auf Silikatgestein bei Davos // Veröffent. 1982. Hf 76. S. 92. — *Wegelin T.* Schaffen artenreicher Magerwiesen auf Straßenboschungen // Veröffent. 1984. Hf 82. S. 104. — *Weillenmann K.* Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte // Berichte. 1981. Hf 48. S. 68—119. — *Zumbühl G.* Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen von gemächten Magerwiesen bei Davos // Veröffent. 1983. Hf 81. S. 101. — *Zumbühl G.*

Vegetationkartierung des MAB6 — Testgebietes Davos // Veröffent. 1986. Hf 88a. S. 13—113. — *Zuur-Isler D.* Germinating behaviour and early life phases of some species from alpine serpentine soils // Berichte. 1982. Hf 49. S. 76—107.

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет.

Получено 29 XII 1987.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.55

Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). Отв. ред. Т. И. Серебрякова, Т. Г. Соколова. — М.: Наука, 1988. 183 с. Т. 1550 экз. Ц. 3 р.

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*). PLANT COENOPOPULATIONS (ESSAYS ON POPULATIONAL BIOLOGY) 1988

Популяционный подход при анализе растительных сообществ (демография растений) в последние годы получил широкое распространение. Более того, концепция континуума, ставшая методологией современной науки о растительности, часто называется «популяционной». При этом, разумеется, сообщество не сводится к сумме входящих в его состав популяций, но их свойства как составляющие всей системы фитоценотических отношений отражаются более полно.

Как отмечается в «Предисловии» к рецензируемой книге, в популяционный анализ растительности советскими исследователями внесен достаточно весомый вклад. При этом особую роль сыграли ставшие уже ныне классическими исследования Т. А. Работнова на субальпийских лугах Кавказа, выполненные во второй половине 40-х годов. Работнов трактовал популяции как совокупности разновозрастных и разноразмерных особей, сменяющих друг друга в процессе развития сообщества. Эти исследования были подхвачены коллективом Проблемной лаборатории Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина, созданной А. А. Урановым. Коллектив московских демографов растений за годы своей деятельности опубликовал значительное число статей, тематических сборников, монографий и вышел на международную арену, приняв самое активное участие в написании сводки «The population structure of vegetation» (1985).[1]

Тем не менее отсутствовала достаточно компактная монография, которая бы целенаправленно систематизировала все теоретические и методические разработки коллектива «урановцев». Рецензируемая книга восполняет этот пробел. В ней теоретико-методическая платформа коллектива «урановцев» рассмотрена на фоне работ других исследователей нашей страны и зарубежных коллег. Показателем широты охвата проблемы может служить библиография монографии. В нее включено 373 советских и 220 зарубежных источников, причем доля публикаций последних десяти лет составляет соответственно 36 и 73 %, что свидетельствует о знании авторов современной литературы.

Несколько удивляет лишь отсутствие указаний на очень полный библиографический список отечественных работ по демографии растений, который опубликован Т. А. Работновым (Rabotnov, 1980, 1981) в международном библиографическом журнале «Excerpta botanika» и включил свыше тысячи источников.

В книге 8 глав, и, несмотря на то что они написаны разными авторами, полностью выдержано единообразие стиля изложения.

---

[1] Цитируемые авторами книги работы в библиографию к рецензии не включены.

Глава 1 «Популяция как система надорганизменного уровня» (Л. Б. Заугольнова) показывает «дуализм» в понимании популяции, которая одновременно является звеном двух иерархий: «организм—популяция—биоценоз—биосфера» и «организм—популяция—вид». Автор считает, что структура популяции включает три основные составляющие: состав (в том числе и количественное соотношение элементов с разными свойствами), строение (пространственная структура), совокупность связей между элементами (функциональная структура).

Разъясняя различия понятий «популяция» и «ценопопуляция» и показывая широкое распространение второго термина среди работ советских исследователей, Л. Б. Заугольнова совершенно правильно подчеркивает его удобство для практического использования, т. е. прагматический характер.

По этой главе есть одно замечание принципиального характера. Автор пишет о разнообразно представленной «советской научной школе», включая в нее как лидеров Т. А. Работнова, А. А. Уранова, К. А. Малиновского, Е. А. Любарского, Н. Н. Лащинского, Ю. А. Злобина, К. А. Куркина. Это объединение, на взгляд рецензента, не вполне удачно, так как, с одной стороны, подчеркивание «советской школы» как бы изолирует эти исследования от работ зарубежных коллег и в период оживленного международного сотрудничества носит явно инерционный характер, а с другой — не все, включенные в «советскую школу», являются единомышленниками. Так, Ю. А. Злобин, к примеру, стоит несколько особняком и не связан с изучением возрастного состава популяций, составляющих основу исследований направления Работнова—Уранова. Кстати, работы этого исследователя привлекаются авторами широко (в список включено 8 публикаций), но достаточно формально. Не нашли отражения в книге очень интересные подходы Ю. А. Злобина для определения так называемых «ключевых» признаков дифференциации популяций. Мало места уделено и работам М. В. Маркова, который представляет традиционное «харперовское» направление в демографии растений. Конечно, его небольшая монография (Марков, 1986) появилась уже после того, как рецензируемая книга была сдана в производство, тем не менее характеристику работ Маркова о популяциях малолетников можно было дать на основе ранее опубликованных статей.

Глава 2 «Элементы популяций и их дифференциация» (разделы о дифференциации по возрасту, жизненному состоянию, признакам экобиоморфы, по поливариантности онтогенеза; автор А. А. Жукова). Материал изложен безупречно четко и иллюстрирован наглядной графикой. Наиболее интересен раздел о поливариантности онтогенеза (рассматривается ряд вариантов этого феномена — размерная, морфологическая, временная, по способу размножения, ритмологическая поливариантность).

Таким образом, появляется возможность вскрыть статистический характер этого процесса, который в зависимости от конкурентных условий развития особи может отклоняться от средней схемы. Неточным является лишь выражение «неполная элиминация слабых растений поддерживает генетическое разнообразие популяций» (с. 26). Страницей далее, автор пишет о том, что «выявление генотипической неоднородности требует специальных и трудоемких исследований» (с. 27) и потому дифференциацию особей по размерам без таких исследований правильнее рассматривать лишь как итог сложного преломления генетических различий через признаки фенотипов. Биологический смысл такой дифференциации — повышение эффективности использования ресурсов за счет внутрипопуляционной дифференциации ниш.

Глава 3 «Самоподдержание популяций у растений» (разделы посвящены общим вопросам и процессам семенного и вегетативного самоподдержания, автор Л. Б. Заугольнова) наиболее традиционна для демографии растений. Автор устанавливает связь демографического паттерна (спектра популяции по классам абсолютного возраста) с экологическими условиями, биологией видов и их воз-

растными состояниями. Содержательно обсуждены закономерности вегетативного размножения растений как у представителей естественных сообществ, так и у многолетних луговых злаков, выращиваемых в культуре, причем показана неоднозначность зависимостей вегетативного и семенного размножения. Четко сформулированы общие закономерности «вегетативного самоподдержания ценопопуляций».

Глава 4 «Структура ценопопуляций» — центральная в монографии. Три первых раздела (о возрастной, размерной и половой структуре) написаны Л. Б. Заугольновой и О. В. Смирновой, остальные (о пространственной и функциональной структуре) — Л. Б. Заугольновой. В первых разделах продолжается обсуждение вопросов, поднятых в главе 2. Четко разъяснены различия возрастного спектра и спектра возрастных состояний, понятие базовых спектров видов, показаны связи пространственной структуры ценопопуляций с возрастными состояниями особей и строением фитогенного поля. Очень интересен рис. 4.3, на котором показаны распределения по числу генеративных и вегетативных побегов у растений ежи сборной. В первом случае распределение симметрично, т. е. преобладают средние по весу побеги, а во втором — резко асимметрично, с повышением доли мелких побегов. Эти данные уникальны, при общей оценке числа побегов интересная закономерность ускользает от исследователей, хотя несет немалый биологический смысл: репродуктивное усилие растений в меньшей мере подвержено дифференциации, чем вегетативные признаки растений.

Наконец, очень хорошо подобран материал для разъяснения плотностно-зависимых закономерностей дифференциации особей (включая генеративность, темпы развития, длительность жизни, закон 3/2, правила Сукачева о влиянии загущения на развитие однолетних и многолетних растений и о влиянии на этот процесс уровня обеспечения растений элементами минерального питания) и связи плотности и биологической продуктивности популяций (принцип конечного урожая).

Именно в этой главе особенно очевиден качественно новый уровень исследований в коллективе сотрудников Проблемной лаборатории, значительно расширивших в последние годы спектр используемых подходов, что позволяет им давать более полную характеристику популяционным процессам.

Глава 5 «Динамика ценопопуляций» (Л. А. Жукова) невелика по объему и дает достаточно четкое представление о сукцессивной и флуктуационной динамике и возможностях их наложения в природных процессах.

Глава 6 «Влияние экологических факторов на параметры ценопопуляций» (разделы о типах и характере воздействия экологических факторов и понятиях оптимумов у организма и ценопопуляции, автор Л. Б. Заугольнова) наиболее интересна глубоким анализом вопроса об оптимумах растений. К двум традиционным оптимумам — организма и популяции (потенциальный и реальный оптимумы), которые могут быть наблюдаемы в одновидовых и многовидовых сообществах, — Л. Б. Заугольнова добавляет еще и третий вариант, который назван «идеальным» (условия, где особь растений достигает наибольшего веса при отсутствии конкуренции, т. е. при изоляции от соседей). Приведены наглядные примеры различия оптимумов особей и популяций естественных сообществ. Отметим, что эти различия более наглядны при изучении сукцессий в травосмесях (Миркин и др., 1987), когда оптимумы популяции (максимальное долевое участие) и особи (самая крупная особь) разделены сроком в 1—2 года, так как элиминация при снижении численности популяций луговых трав начинается именно с мелких особей, а более крупные сохраняются и продолжают онтогенез.

Л. Б. Заугольнова показывает, что оптимальность позиции особи или ценопопуляции может быть в разных случаях выявлена по разным признакам. Видимо, для выбора индикаторов оптимальности особенно полезны подходы

Ю. А. Злобина, предложившего достаточно четкую математическую процедуру установления ключевых признаков (на основе факторного анализа).

Глава 7 «Типы стратегий у растений» (О. В. Смирнова) удачно дополняет ставшую уже достаточно популярной систему типов стратегий по Раменскому—Грайму целым рядом эмпирических параметров, которые позволяют оценивать стратегию вида в сообществе через его фитоценотическую потенцию и фитоценотическую позицию. Автор широко иллюстрирует эти положения результатами исследований видов травяного яруса широколиственных лесов, показывая преобладание вторичных типов стратегий, когда один и тот же вид может проявить сразу несколько вариантов поведения (нести черты толерантности, патиентности и эксплерентности). С ним нельзя не согласиться, так как стратегии большинства видов не только смешанные (вторичные), но и очень пластичные и могут по-разному раскрываться в разных эколого-ценотических условиях.

Глава 8 «Математические модели в популяционной биологии растений» (разделы о классификации математических моделей растительного покрова, аналитических моделях и о вычислительном эксперименте на ЭВМ, автор А. С. Комаров [2]) является очень ценным математическим дополнением этой глубоко биологической книги и свидетельствует о неформальности контактов биологов и математиков в авторском коллективе. После обзора состояния методов математического моделирования автор останавливается на матричной модели Лесли и далее на этой основе осуществляет математический эксперимент по восстановлению ценопопуляции после нарушения, опирающийся на положение о поливергентности онтогенеза конкретных особей и возможности оценки вероятностей разных переходов. Не переусложняя ситуации, автор пишет о том, что такого рода модели могут быть реализованы на небольших персональных компьютерах, на которых легко организовать диалоговый режим, что важно при «игре» с моделями.

В «Заключении» формулируются 9 основных концептуальных положений, в которых резюмируется содержание книги и показываются основные аспекты использования популяционного анализа растений: для охраны редких видов, для анализа процессов саморегуляции в агроценозах, для выявления сукцессионных процессов и для разработки способов реконструкции растительности и создания самовозобновляющихся многолетних агроценозов.

Книга заслуживает высокой оценки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Марков М. В. Популяционная биология растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. 107 с. — *Миркин Б. М.*, *Горская Т. Г.*, *Григорьев И. Н.* и др. Опыт анализа сукцессий в травосмесях. Уфа: Изд-во Башк. фил. АН СССР, 1987. 120 с. — *Rabotnov T. A.* Bibliography of papers on the problems of coenopopulations published in the USSR. Pt 1, 2 // Exerpta bot. B. 1980. Bd 21. S. 91—118. — *Rabotnov T. A.* Bibliography of papers on the problems of coenopopulations published in the USSR. Pt 3 // Exerpta bot. B. 1981. Bd 21. S. 91—119.

Б. М. Миркин

Башкирский государственный университет, Уфа.

Получено 22 XI 1988.

[2] На титуле книги досадная опечатка: А. С. Комаров указан как А. С. Комарова (!).

ХРОНИКА

УДК 58.061.3

СЕДЬМЫЕ ПЕРФИЛЬЕВСКИЕ ЧТЕНИЯ

V. I. KASHIN. THE SEVENTH PERFIL'YEV'S READINGS

Седьмые Перфильевские чтения прошли в Архангельске 14—15 октября 1987 г. Они были посвящены 70-летию Великой Октябрьской социалистической революции и 50-летию выхода в свет книги И. А. Перфильева «Флора Северного края». Организованная Архангельским филиалом Географического общества СССР, Архангельским институтом леса и лесохимии (АИЛиЛХ), Архангельским областным краеведческим музеем научная сессия собрала ботаников, лесоводов, агрономов, ресурсоведов, фармакологов, географов, преподавателей биологии, общественников-природоохранителей, студенческую молодежь Ленинграда, Москвы, Петрозаводска, Архангельска и области (Новодвинск, Пинега, Плесецк, Матигоры), Вологды, Сыктывкара, Кирова, Кировска, Мончегорска, Костомукши, Тюменской обл.

На пленарном заседании были заслушаны доклады о жизни, научной и общественной деятельности Ивана Александровича Перфильева, с которыми выступили заведующий кафедрой лесоводства Архангельского лесотехнического института (АЛТИ) |П. Н. Львов| и почетный член Географического общества, почетный гражданин г. Архангельска К. П. Гемп. В. А. Мартыненко с соавторами (Сыктывкар, Институт биологии) свой доклад посвятил значению фундаментального труда И. А. Перфильева для флористических исследований на европейском Севере, а В. И. Кашин (АИЛиЛХ) — для лесоводственных исследований.

Об основных итогах изучения флоры Архангельской обл. говорилось в докладе В. М. Шмидта и М. Е. Варгиной. Н. И. Орлова рассказала о написанном ею Конспекте флоры Вологодской обл. (Ленинградский государственный университет — ЛГУ).

На ботанической секции много докладов и сообщений было посвящено флористическим исследованиям отдельных районов (В. М. Шмидт и А. А. Паутов, ЛГУ; А. В. Кравченко и Н. А. Белоусова, Петрозаводск, Институт леса; А. А. Похилько, Кировск, Полярно-альпийский ботанический сад-институт; В. А. Мартыненко; В. И. Кашин; Т. Л. Егошина, Киров, Всесоюз. НИИ охотничьего хозяйства и звероводства — ВНИИОЗ); изучению антропогенной динамики растительного покрова (О. А. Дружинина, Москва, ВНИИ охраны природы и заповедного дела Агропрома; С. А. Бабенко, Матигоры Архангельской обл., Опытная станция животноводства и луговодства); анализу флористических комплексов (О. В. Ребристая, Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР; Б. И. Груздев, Сыктывкарский государственный университет); исследованию бриофлоры болот (А. И. Максимов, Петрозаводск, Институт биологии). В последнее десятилетие интенсифицировались работы в заповедниках — с сообщениями выступили сотрудники недавно созданных заповедников: Костомукшского (О. А. Андрианова и Б. Н. Кашеваров) и Малая Сосьва (А. Л. Васина), о трудностях в работе Пинежского заповедника, вступившего во второе десятилетие своей деятельности, рассказали В. И. Захарченко и В. Н. Мерзлый. Опытом экологического воспитания учащихся поделилась З. П. Севастьянова (Архангельский государственный педагогический институт — АГПИ).

На лесоводственной секции было заслушано 18 докладов и сообщений. Большой интерес вызвал доклад Г. С. Войнова с соавторами (АИЛиЛХ) об организации в Архангельской обл. лесных генетических резерватов. Значительное место занял разговор об изменениях в лесных фитоценозах под влиянием антропогенных факторов (В. Ф. Цветков, АИЛиЛХ; А. Н. Громцев, Петрозаводск, Институт леса; Н. М. Бызова, Ленинградский государственный педаго-

гический институт им. А. И. Герцена — ЛГПИ; Р. Н. Климов, АЛТИ; В. Д. Козловский, АИЛиЛХ), о лесовосстановлении и формировании молодых лесов (С. П. Нилимов, Ленинград, Лесотехническая академия — ЛТА; Е. Н. Наквасина, АИЛиЛХ; Д. П. Засухин, АЛТИ; Р. В. Сунгуров, АИЛиЛХ; С. П. Арефьев, Тюменская лесная опытная станция — ЛОС; А. А. Бахтин, АЛТИ), об изучении синузий нижних ярусов и парцелльной структуры некоторых лесных биогеоценозов (Н. А. Рыжова, Сыктывкар, Институт биологии; В. М. Караваев, Петрозаводск, Институт леса), об изменчивости условий вегетационных периодов в северотаежных биогеоценозах (В. Ф. Изотов, АГПИ).

Впервые на Перфильевских чтениях широко была представлена тематика по растительным ресурсам, для чего организовали специальную секцию. Выступления на секции можно разделить на три группы: ресурсоведческие, интродукционные и фармакологические. Из ресурсоведческих докладов активно обсуждались сообщения О. А. Неволина и В. Ф. Еремина (Архангельск, АЛТИ), Е. В. Шавриной (Архангельск, АГПИ), П. В. Крупышева и А. В. Штанько (Петрозаводский государственный университет — ПГУ), Т. Ю. Дьячкова с соавторами (Петрозаводск, Институт биологии), Л. Д. Чеснокова и В. А. Клочкова (Киров, ВНИИОЗ), В. И. Бормотова (Архангельск, АИЛиЛХ). По интродукции растений привлекли внимание выступления Н. Н. Маслакова (Кировск, Полярно-альпийский ботанический сад-институт) и М. А. Павловой (Архангельск, Дендросад АИЛиЛХ). О фармакологической изученности ряда лекарственных растений говорилось в докладе Н. Н. Алеутского и А. А. Зыкова (Архангельский государственный медицинский институт).

Перфильевские чтения 1987 г. прошли очень активно, с привлечением ученых всего европейского Севера. При обсуждении докладов отмечались недостаток квалифицированных ботанических кадров в регионе, необходимость более тесных контактов и координации исследований. Отрадно отметить, что в работе сессии активное участие приняли молодые ученые, проявлена значительная заинтересованность в изучении флоры и охране природы.

В решении, принятом участниками сессии, признано целесообразным следующее:

— проводить Перфильевские чтения не реже одного раза в два года с обязательной публикацией сборников;

— создать в г. Архангельске лабораторию АН СССР по углубленному изучению растительности и экологических проблем региона;

— организовать в Ненецком автономном округе тундровый заповедник с включением в его состав крайне северного лесного острова на северо-востоке европейской части СССР по р. Морею;

— расширить сеть лесных генетических резерватов, лесных, ботанических, комплексных заказников и памятников природы во всех природных зонах Севера европейской части СССР, в том числе создать на территории Архангельской обл. 3 ботанических заказника и определить 6—8 памятников природы;

— способствовать разработке единого, унифицированного метода изучения, индикации и прогнозирования изменений северных природных территориальных комплексов при освоении и разработке мероприятий по их охране;

— разработать программу экологического мониторинга на территории Пинежского государственного заповедника;

— повысить эффективность лесовосстановительных мероприятий, добиваться полного охвата ими всех вырубаемых площадей за счет более строгого соблюдения технологии лесозаготовительных работ;

— усилить и интенсифицировать изучение динамики смен лесной растительности, механизма взаимодействия слагаемых ее компонентов, поиски путей регулирования породного состава производных фитоценозов;

— рекомендовать организацию лесхозов в предтундровой зоне с целью правильного ведения лесного хозяйства, изучения и охраны лесных фитоценозов;

— повысить контроль за ведением лесного хозяйства в пригородных зеленых зонах городов и рабочих поселков Севера европейской части СССР;

— расширить исследования лекарственных, пищевых и технических растений, их видового разнообразия, ареалов, биологической продуктивности и наличия биологически активных веществ, включая вопросы последующего рационального использования;

— более полно выделять фармакологические и лечебные свойства лекарственных растений с учетом экологических условий их местообитания;

— в последующие Чтения шире вовлекать молодых ученых и студентов институтов;

— ходатайствовать перед Архангельским областным Советом народных депутатов о присвоении в Архангельске одной из улиц, площади или бульвару имени И. А. Перфильева.

Для участников сессии была организована поездка в Музей деревянного зодчества и посещение дендрологических садов Института леса и лесохимии и Архангельского лесотехнического института.

В. И. Кашин.

Архангельский филиал
Географического общества СССР,
Архангельский институт
леса и лесохимии.

Получено 17 XI 1987.

УДК 581.526.33 : 061.3

Бот. журн., 1989, т. 74, № 10

XI ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО БОЛОТОВЕДЕНИЮ «ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ БОЛОТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ»

(Ленинград, 20—22 IV 1988)

M. S. BOCH. THE XI ALL-UNION CONFERENCE ON TELMATOLOGY «PROBLEMS OF MIRE VEGETATION CLASSIFICATION». 1988

В связи с давно назревшей проблемой описания растительности болот СССР и предполагаемым многотомным изданием «Растительность СССР» очередное XI совещание болотоведов страны было решено посвятить вопросам классификации болотной растительности.

К этой тематике русские болотоведы обращались еще на первых этапах развития своей науки — в начале века, а затем в 20—30-е годы. В послевоенный период было опубликовано довольно много статей, посвященных растительности болот различных районов страны, хотя в их публикации был известный перерыв: в 60—80-е годы статей на эту тему почти не было. В последние годы интерес к проблеме возобновился, специалисты явно нуждались в обмене мнениями и в принятии определенных решений по данному вопросу.

Совещание проводилось в Ленинграде с 20 по 22 апреля в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР и было организовано институтом совместно с Всесоюзным ботаническим обществом. Было решено посвятить его 95-летию со дня рождения выдающегося советского болотоведа Ю. Д. Цинзерлинга, автора первой в России и единственной до сих пор работы «Растительность болот СССР» (1938). Деятельность Ю. Д. Цинзерлинга была тесно связана с Ботаническим институтом, где он был директором и заведовал отделом геоботаники.

В совещании приняли участие около 100 человек — представителей НИИ, вузов, производственных учреждений Москвы, Ленинграда, Киева, Ярославля, Борка, Тарту, Вильнюса, Риги, Петрозаводска, Новосибирска, Томска, Красноярска, Хабаровска.

Совещание открыла старейший болотовед страны **Е. А. Галкина**, рассказавшая о деятельности Ю. Д. Цинзерлинга, ближайшей сотрудницей которого она была.

В. В. Мазинг (Тарту) в докладе «Развитие болотных классификаций в свете смены парадигм» высказал мнение о том, что и традиционализм, и инициализм в науке нужно совмещать, т. е. идти путем поиска, но с использованием традиций. Парадигмы — системы взглядов — прошли в фитоценологии несколько этапов развития. Современный этап характеризуется переходом к системной парадигме, которая рассматривает растительность как блок экосистем.

Ю. С. Прозоров (Хабаровск) в докладе «Пути классификации болотной растительности с учетом их целевого назначения» подчеркнул многообразие классификационных подходов в зависимости от их целей. Для научных целей ассоциация должна быть максимально однородной, поэтому доминантный подход при классификации наиболее желателен. Автором

предложена классификация биогеоценозов, отражающих связь болотной растительности со средой и включающих 7 типов (евтрофные древесный и травяной, гетеротрофные сфагново-смешанный, сфагновый и др.) и 26 групп. **О. Л. Лисс** (Москва) рассмотрела вопрос «Соотношение единиц болотной растительности, типологических участков болот и их территориальных объединений». Речь шла о выделении таксонов разного ранга (ассоциаций, формаций, типов растительности) и их картировании, а также об употреблении ценохоров, к которым могут быть отнесены комплексы болотной растительности. В докладе **С. М. Горожанкиной** (Красноярск) «Классификация болотной растительности с целью ее картографирования и районирования на основе аэрокосмосъемки» говорилось о разрешающей способности космических мелкомасштабных снимков, которые позволяют строить ряды по основным экологическим категориям: от сухих элементов до болот. **В. А. Базанов** (Томск) продемонстрировал возможности классификации растительности болот с применением морфологических критериев (на примере Среднего Приобья), где в основу положены 16 биоморф болотных растений. **В. Д. Лопатин** (Петрозаводск) в докладе «О генетическом принципе классификации растительности болот» предложил строить ее на основных биоморфах, выделяя классы травяной, моховой и т. п., так как эти классы имеют переходы и связаны генетически. **Ф. З. Глебов** (Красноярск) рассмотрел «Классификацию лесо-болотных фитоценозов как показатель взаимосмен леса и болот». Лесные и болотные ассоциации являются антиподами, так как первые подавляют процесс торфообразования, а вторые усиливают его. Был продемонстрирован ряд сообществ от заболоченного леса к открытому болоту, характеризующийся возрастанием участия гигрофитов. **М. С. Боч** (Ленинград) сделала сообщение «Об основных проблемах, возникающих при классификации болотной растительности». Основными трудностями являются, по мнению докладчика, разнообразие растительности болот (от древесной до моховой и травяной), слабая ее изученность у нас в стране, отсутствие данных по ее экологии и единства общих принципов при классификации. За рубежом считают, что развитию вопроса мешает большое число синонимов у каждого синтаксона, нарушение правил «Кодекса фитосоциологической номенклатуры», слабое развитие географических и экологических вариантов синтаксонов.

Все вышеперечисленные доклады были посвящены рассмотрению различных принципов классификаций болотной растительности. Далее начался цикл докладов, представляющих различные региональные схемы, полные или частичные.

О. Л. Кузнецов (Петрозаводск) в докладе «Использование флористического метода при классификации растительности болот Карелии» и в совместном с **П. Ф. Шевелиным** докладе «Использование кластерного анализа при классификации растительности болот» продемонстрировал на примере сфагновых сообществ состав выделяемых блоков. Они основаны на эколого-ценотических признаках, имеющих региональное значение. В блоке кочечных сообществ 5 ассоциаций (2 — со *Sphagnum fuscum*, 2 — со S. *angustifolium* и 1 — с лишайниками). Блок мочажинных сообществ объединяет ценозы с господством различных сфагновых мхов: *S. majus*, *S. lindbergii*, *S. cuspidatum*. Отдельный блок образуют сообщества менее влаголюбивого *S. balticum*. Факторный и кластерный анализы подтвердили избранные подходы. **В. А. Смагин** (Ленинград) в докладе «Опыт классификации сосново-сфагновых сообществ болот Северо-Запада РСФСР» продемонстрировал флористическую классификацию болотных олиготрофных и мезотрофных сосняков. На основе 400 описаний им выделено 5 ассоциаций: Sphagnetum magno-pinosum, Pinetum sphagnosum, Sphagnetum Betulo-Pinosum, Sphagnetum warnstorfii—Pinosum и Tomenthypno-Pinosum. Ассоциации разделены на субассоциации и географические расы. **М. С. Боч** (Ленинград) посвятила свое выступление «Классификации сообществ формаций Sphagneta fusci и Sphagneta magellanici для болот Северо-Запада РСФСР». Выполненная на флористической основе классификация содержит 3 ассоциации сообществ из *Sphagnum fuscum*: Empetro-, Ledo- и Menyanthoso-Sphagnetum fusci, причем 2 первые имеются в системе классификаций растительности школы Браун-Бланке. Сообщества из *S. magellanicum* отнесены к 2 ассоциациям: Chamaedaphne- и Ledo-Sphagnetum magellanici. Последняя также имеется в списках вышеупомянутой школы. В пределах всех ассоциаций имеются субассоциации, отражающие региональные особенности растительности. **Т. К. Юрковская** (Ленинград) представила «Опыт классификации травяных и травяно-гипновых сообществ аапа-болот европейского Севера». Классификация выполнена

по принципам русской геоботанической школы с использованием доминантных видов и традиционных для школы единиц — классов, формаций, ассоциаций. Соответственно составу сообществ растительность поделена на 2 класса: Utricularieto—Cariceta (сюда отнесены травяные евтрофные сообщества) и Hypneta (объединяет моховые сообщества). При выделении ассоциаций учитывается структура сообществ, доминирующие виды, константность и обилие остальных видов.

В. В. Горохова (Ярославль) в докладе «Опыт классификации растительности болот Ярославской области» продемонстрировала типичный доминантный подход к выделению синтаксонов болотной растительности. **Ю. Ю. Балявичене** и **О. В. Григайте** (Вильнюс) на примере сфагновых болот Литвы в результате обработки 700 описаний предложили «Классификацию растительных сообществ олиготрофных болот Литвы», которая выполнена ими по принципам флористической школы Браун-Бланке. **М. Я. Лайвиньш** и **Д. Сварс** (Саласпилс) назвали свое выступление «Растительные сообщества с *Schoenus ferrugineus* L. на территории Латвии: видовой состав, экология и классификация». В Латвии эти сообщества очень редки. Их обработка по методам школы Браун-Бланке и путем кластерного анализа позволила выделить несколько ассоциаций, свойства которых в настоящее время изучаются. **Ю. И. Прейс** (Томск) представила «Опыт классификации растительности болот бассейна р. Хантайки (Средняя Сибирь)», выполненной также на флористической основе. **Д. В. Дубына** (Киев) продемонстрировал пример «Классификации болотной растительности плавнево-литорального ландшафта Причерноморья». Им выделено 10 формаций и 33 ассоциации на эколого-фитоценотическом принципе с применением доминантной системы. **В. П. Мотекайтите** (Вильнюс) сделала доклад о «Классификации рудеральной растительности выработанных загрязненных торфяников». Существует различие между растительностью заброшенных и загрязненных свалками, стоками и т. п. болот. Все эти сообщества монодоминантны, высокопродуктивны, площади каждой ассоциации велики. Конкретная схема классификации построена по принципам флористической школы. В заключение **К. О. Коротков** (Москва) дал обзор «Синтаксономии болотной растительности в системе Браун-Бланке». Растительность болот Западной Европы относится к 5 классам (Oxyccoco—Sphagnetea, Scheuchzerio—Caricetea nigra, Vaccinietea uliginosi, Vaccinieto—Piceetea, Alnetea glutinosae, Phragmitetea), 11 порядкам и 14 союзам. В СССР применяют эту классификацию для болот 15 специалистов, работающих на Северо-Западе, в Средней России, Западной Сибири, Саянах, Приамурье. Болотная растительность отнесена к 7 классам, 11 порядкам, 16 союзам, 57 ассоциациям, из которых 38 новые. В целом таксономия болотной растительности школы Браун-Бланке оказалась вполне применима к нашей растительности. **В. Ю. Нешатаев** (Ленинград) предложил проект «Эколого-фитоценотического кодекса», аналогичного западноевропейскому «Кодексу фитосоциологической номенклатуры».

Итак, 10 докладов были посвящены общим проблемам классификации растительности, в том числе и болотной, а 11 докладов содержали конкретные схемы классификаций на примере разных регионов страны. Из них 3 основывались на применении отечественной доминантной методики, а 8 — на флористическом принципе школы Браун-Бланке.

Доклады вызвали большую дискуссию. По мнению В. Д. Лопатина, большой разницы между использованием доминантного и флористического методов нет. Обе системы имеют право на существование, идя навстречу друг другу. М. Лайвиньш обратил внимание на необходимость публикации табличных материалов в классификационных работах. Та же идея — о валидности характеристики выделенных таксонов — была высказана и В. Г. Онипченко. Методы школы Браун-Бланке критиковались И. Х. Блюменталем, Ю. С. Прозоровым, Т. К. Юрковской. Предложенный В. Ю. Нешатаевым проект Кодекса для доминантных классификаций вызвал как одобрение (В. Д. Лопатин, Б. Н. Норин), так и возражения (А. Б. Ястребов, К. О. Коротков, Б. А. Юрцев).

Несмотря на кажущуюся несовместимость взглядов представителей доминантного и флористического подходов, необходимо было прийти к соглашению в связи с написанием монографии «Растительность болот СССР». Для этого была предложена группа кураторов по отдельным блокам, которая должна сводить материал в рамках школы, к которой принадлежит куратор. Все основные выводы и предложения выступивших в прениях представлены в Резолюции.

РЕЗОЛЮЦИЯ

совещания по классификации болотной растительности, посвященного 95-летию со дня рождения Ю. Д. Цинзерлинга

На совещании, в работе которого приняли участие 100 человек — представителей вузов, НИИ, проектных институтов из 13 городов страны, было заслушано 22 доклада. В ходе их обсуждения с удовлетворением было отмечено возрождение тематики по классификации болотной растительности, что является своевременным и необходимым этапом развития не только советского болотоведения, но и геоботаники в целом.

Развитие научных и прикладных исследований, использующих описания болотной растительности, тормозится в первую очередь отсутствием единой системы взглядов при классификации, малым количеством публикаций на эту тему, а также отсутствием информации о болотной растительности Средней и Восточной Сибири и ряда других районов страны.

Содержание представленных докладов показало, что классификация растительности проводится как по эколого-флористическому, так и по доминантному принципам, причем резких различий между итогами, основанными на том или другом методе, нет.

Совещание рекомендует:

1. При планировании геоботанических исследований в различных регионах страны обращать первоочередное внимание на описание болотной растительности в Средней и Восточной Сибири и других малоисследованных в отношении болот районах.

2. При описании болотной растительности соблюдать системные уровни, относя описания к фациям, комплексам и другим территориальным единицам.

3. Обращать внимание на антропогенную модификацию растительности.

4. При выделении синтаксономических единиц максимально учитывать структуру и экологию объединяемых ими сообществ.

5. При характеристике сообществ использовать старые их названия, имеющиеся в литературе, если сообщества уже были выделены. Новые названия нежелательны, так как вызывают избыток синонимов.

6. При описании синтаксонов следует соблюдать определенный порядок, приводя данные, о диагностических видах, на основании которых выделен таксон, синонимике его названия: таксономии внутри таксона (например, субассоциации, расы, варианты и др.), морфологии, динамике, экологии, географии, охране.

7. Публиковать таблицы с описаниями растительности.

8. Обращать внимание на классификацию торфов, представляющих собой производные палеофитоценозов.

9. Приступить к написанию монографии «Растительность болот СССР», для чего создать рабочую группу. Рекомендовать всем, имеющим материалы описаний болотной растительности, участвовать в этой работе в качестве соавторов. Материалы в табличной форме и в виде текста описаний выделенных таксонов передавать кураторам соответствующих разделов, на которых возложены координация и написание текста. Предложен следующий состав рабочей группы:
В. А. Смагин, В. Ю. Нешатаев (БИН, Ленинград) — сосняки болотные; Ю. Ю. Балявичене (Ин-т ботаники АН Литовской ССР, Вильнюс) — Sphagneta fusci, Sphagneta magellanici; М. С. Боч (БИН, Ленинград) — сфагновые мочажинные сообщества; О. Л. Кузнецов (Карельский филиал АН СССР, Петрозаводск) — евтрофные и мезотрофные травяные сообщества; М. Лайвиньш (Объединение «Силава», Саласпилс, Латвийская ССР) — черноольшаники, ивняки; В. П. Мотекайтите (Литовский аэрокосмический комплекс, Вильнюс) — антропогенная растительность.

10. Просить руководство Всесоюзного ботанического общества опубликовать труды данного совещания, а руководство секции болотоведения — хронику о нем для публикации в Ботаническом журнале.

11. Выразить благодарность аппарату Всесоюзного ботанического общества за поддержку и помощь в организации данного совещания.

М. С. Боч.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград.

Получено 21 XII 1988.

CONTENTS

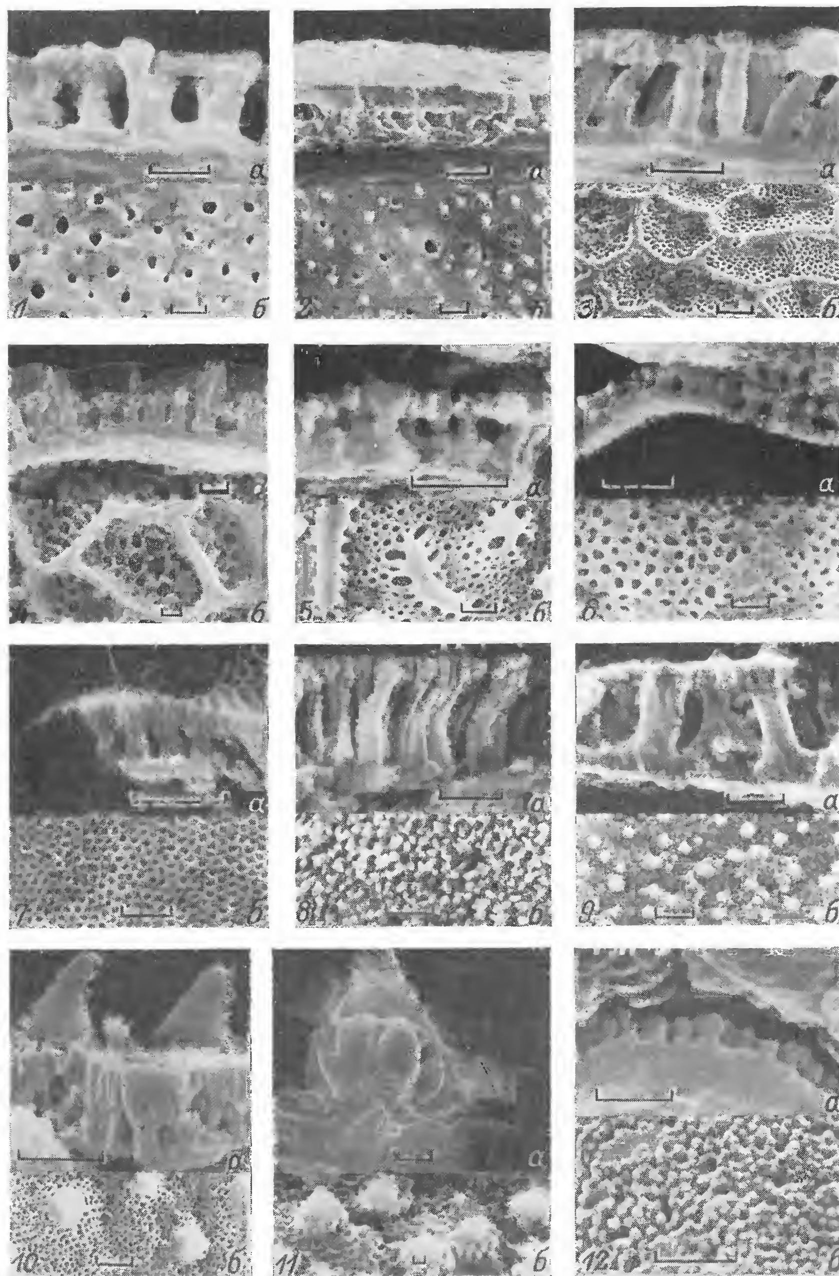


Таблица I. Типы структуры эктэкзины пыльцевых зерен сем. *Lamiaceae*.

а — скол пыльцевой оболочки, *б* — скульптура поверхности; *1—6* — Stachys-тип; *1, 2, 6* — Monarda-подтип; *3* — Stachys-подтип; *4, 5* — Hemizygia-подтип; *7—11* — Amethystea-тип; *12* — Lamium album-тип (масштабная линейка на каждой микрофотографии соответствует 1 мкм; список изученных образцов, микрофотографии которых приведены на таблице, дан в тексте статьи).

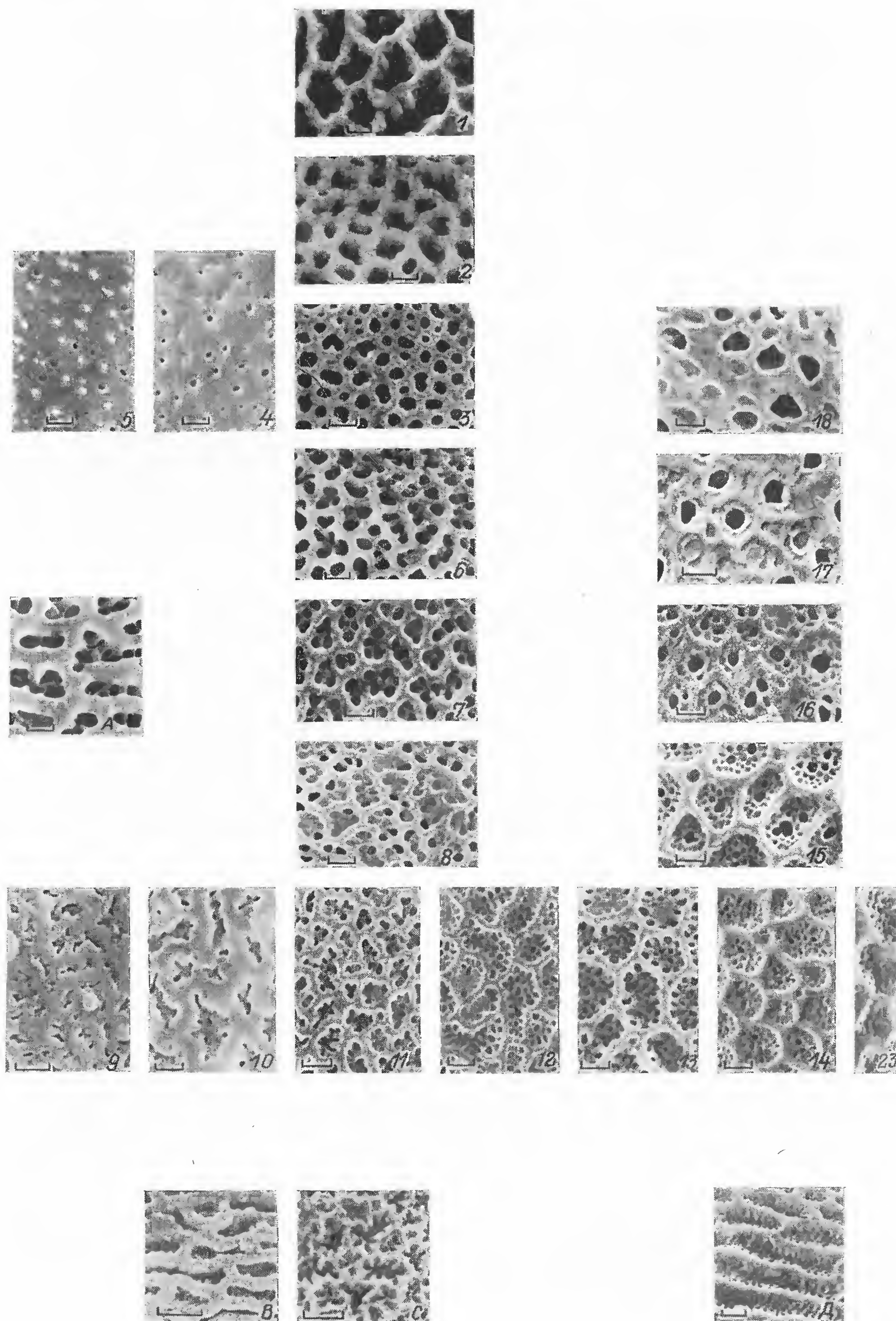
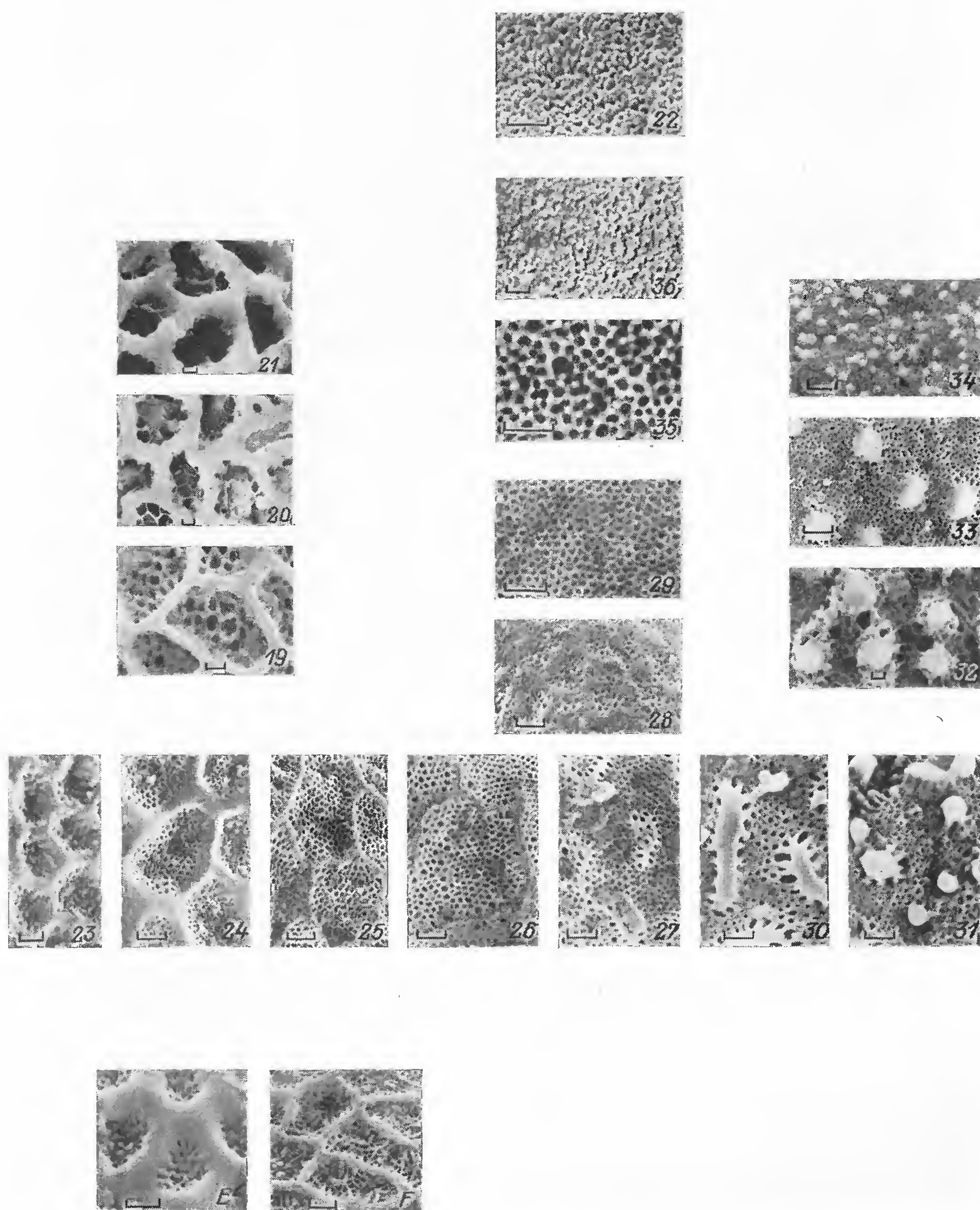


Таблица II. Варианты скульптуры пыльцевых зерен сем. *Lamiaceae*.
Морфологический ряд (примечания те же, что и в табл. I).


22
36
34
21
35
33
20
29
19
32
28
23
24
25
26
27
30
31
E
F

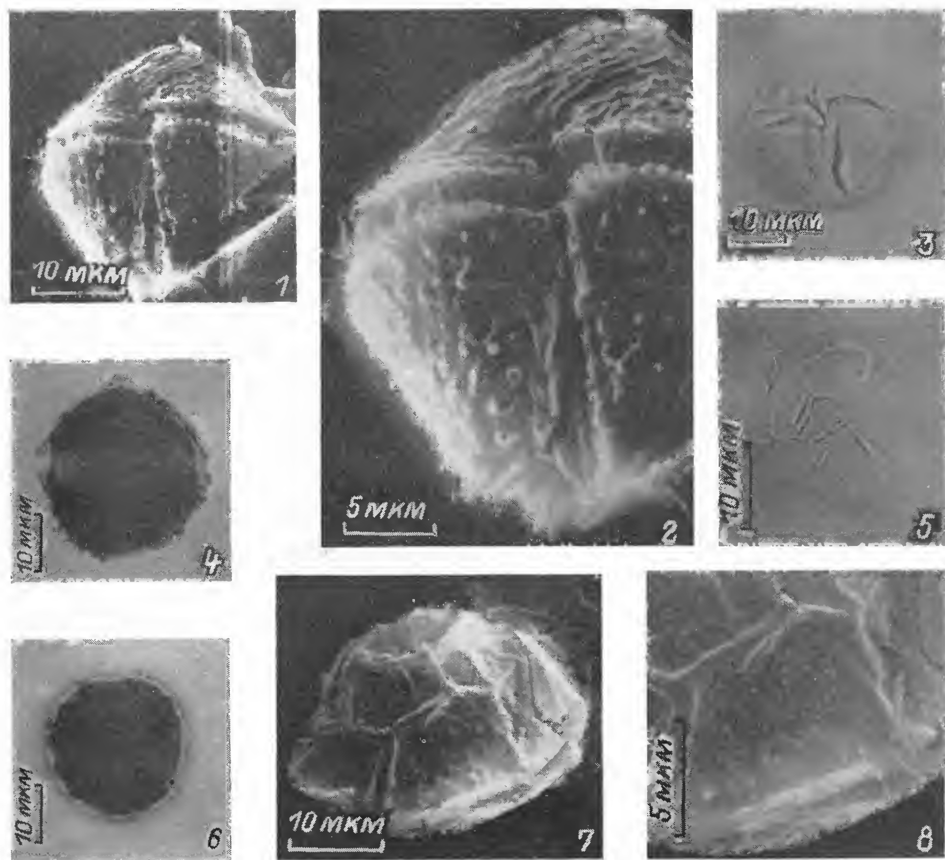


Таблица.

1—6 — *Alexandrium tamarense* (*1* — общий вид клетки с брюшной стороны, *2* — скульптура панциря, *3* — строение борозды, *4* — вид со спины, *5* — вид снизу: строение антапекса и нижней пластинки борозды *Po*, *6* — вид клетки сверху). *7*, *8* — *A. excavatum* (*7* — вид эпитеки сбоку, *8* — скульптура теки и пояска). (*1*, *2*, *7*, *8* — СЭМ; *3—6* — СМ).

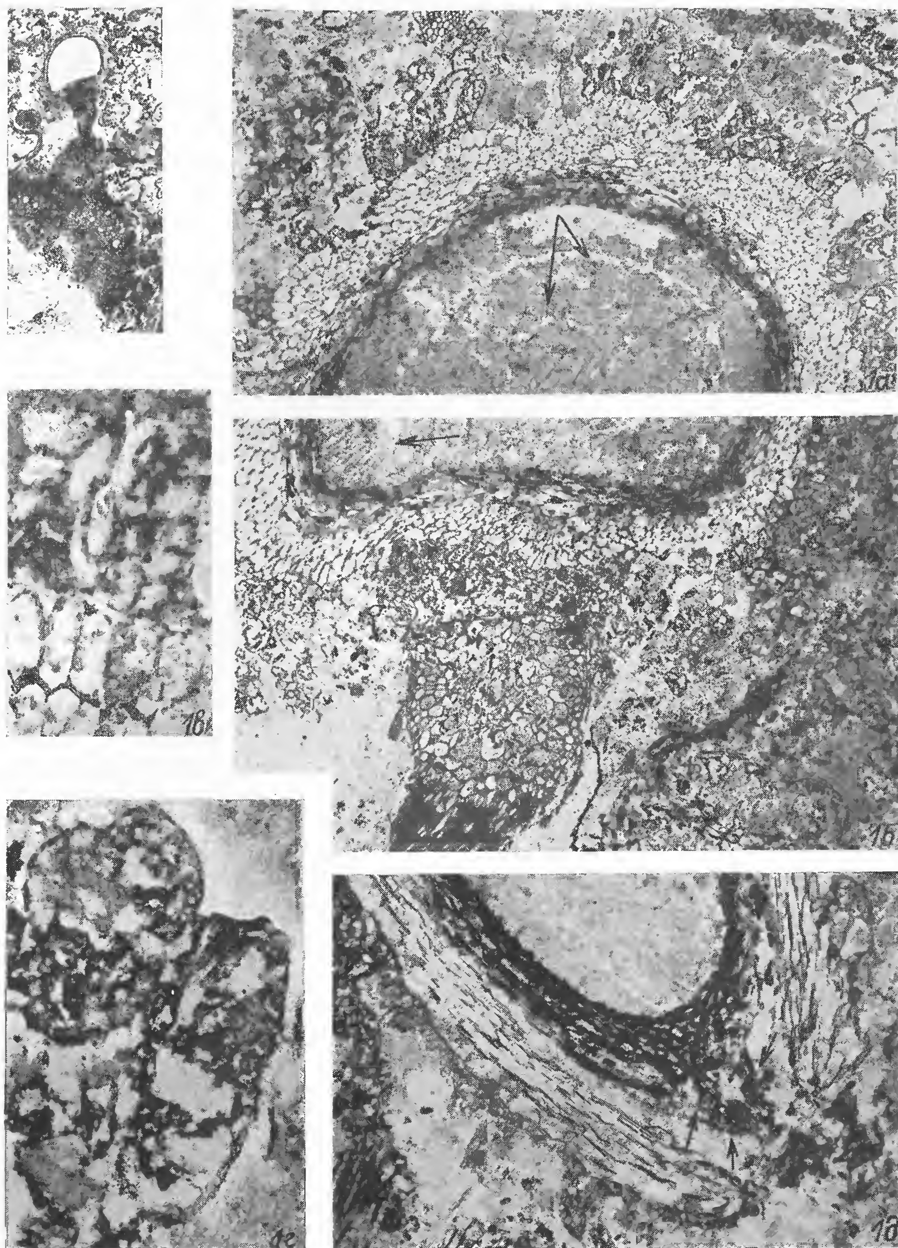
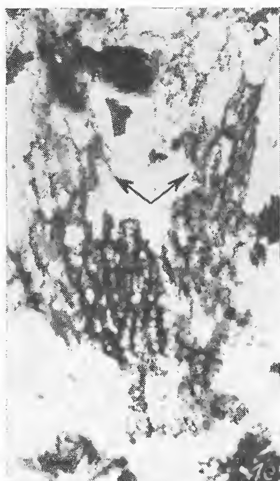


Таблица. Горизонтальный срез (в триацетатной пленке) через угольную почку № 3/55 с поперечными срезами ветвящегося черешка медуллозы *Myeloxylon* sp. и находящегося в тесном контакте с ним семени лигиноптеридового папоротника *Physostoma elegans* Williamson.

1 — общий вид среза, ×8, пленка № 55/3/2а; *1а*, *1б* — две половины одного поперечного среза (видны ребристость, опушение, просматривается ткань гаметофита — *стрелки*), на *1б* (внизу) виден поперечный срез рахиса *Myeloxylon* sp. 2-го порядка, ×80; *1в* — продольные срезы волосков, *1г* — поперечный (наверху) и косой (справа внизу) срезы волосков, ×480; *1д* — продольный срез базальной части семени, видны волоски на поверхности (слева), интегумент, пучки интегумента (*стрелки*) и многослойный нуцеллус в халазальном конце, ×80;





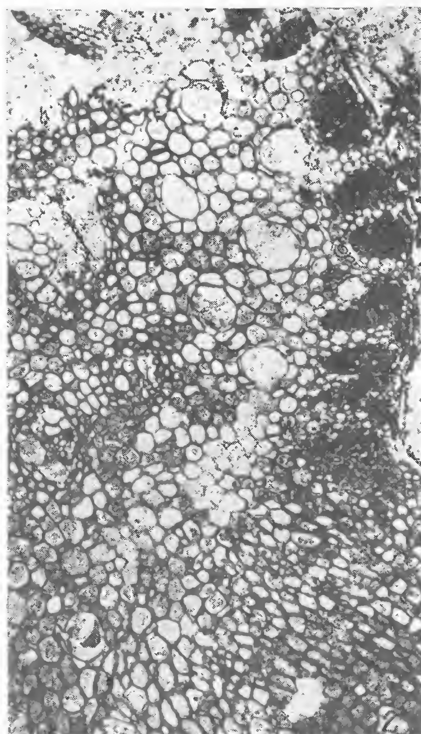




Таблица (продолжение).

1е — расходящиеся в халазальном конце семени пучки интегумента (*стрелки*), ×960; *1ж* — участок поперечного среза интегумента и нуцеллуса (внизу) в области ребра, видны палисадные клетки наружного интегумента, проводящий пучок (в центре) и секреторные (?) клетки с темным содержимым во внутреннем интегументе, ×960; *2* — участок поперечного среза черешка *Myeloxylon* sp., ×80; *2а* — поперечный срез проводящего пучка и секреторного канала в том же черешке, ×480.

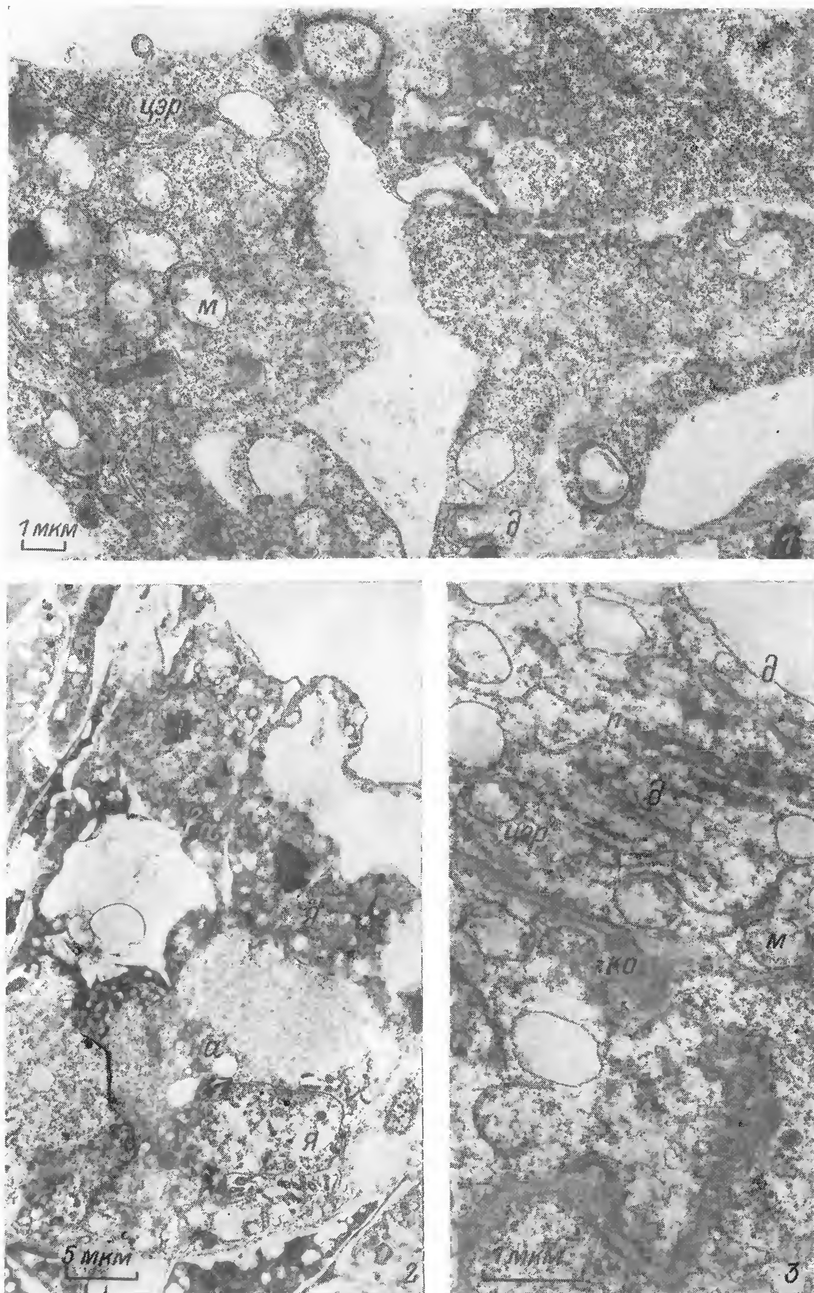


Таблица I. Фрагменты клеток типичного зародышевого мешка *Ulmus laevis*.

1 — цитоплазма клеток яйцевого аппарата насыщена рибосомами, митохондриями, пластидами; *2* — антиподальный аппарат *U. laevis*, состоит из антипод двух типов; *3* — фрагмент цитоплазмы двух прилегающих друг к другу нижних антипод. *ва* — верхние антиподы, *д* — диктиосома, *ко* — клеточная оболочка, *м* — митохондрия, *на* — нижние антиподы, *п* — пластида, *цэр* — цистерноидный эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро.

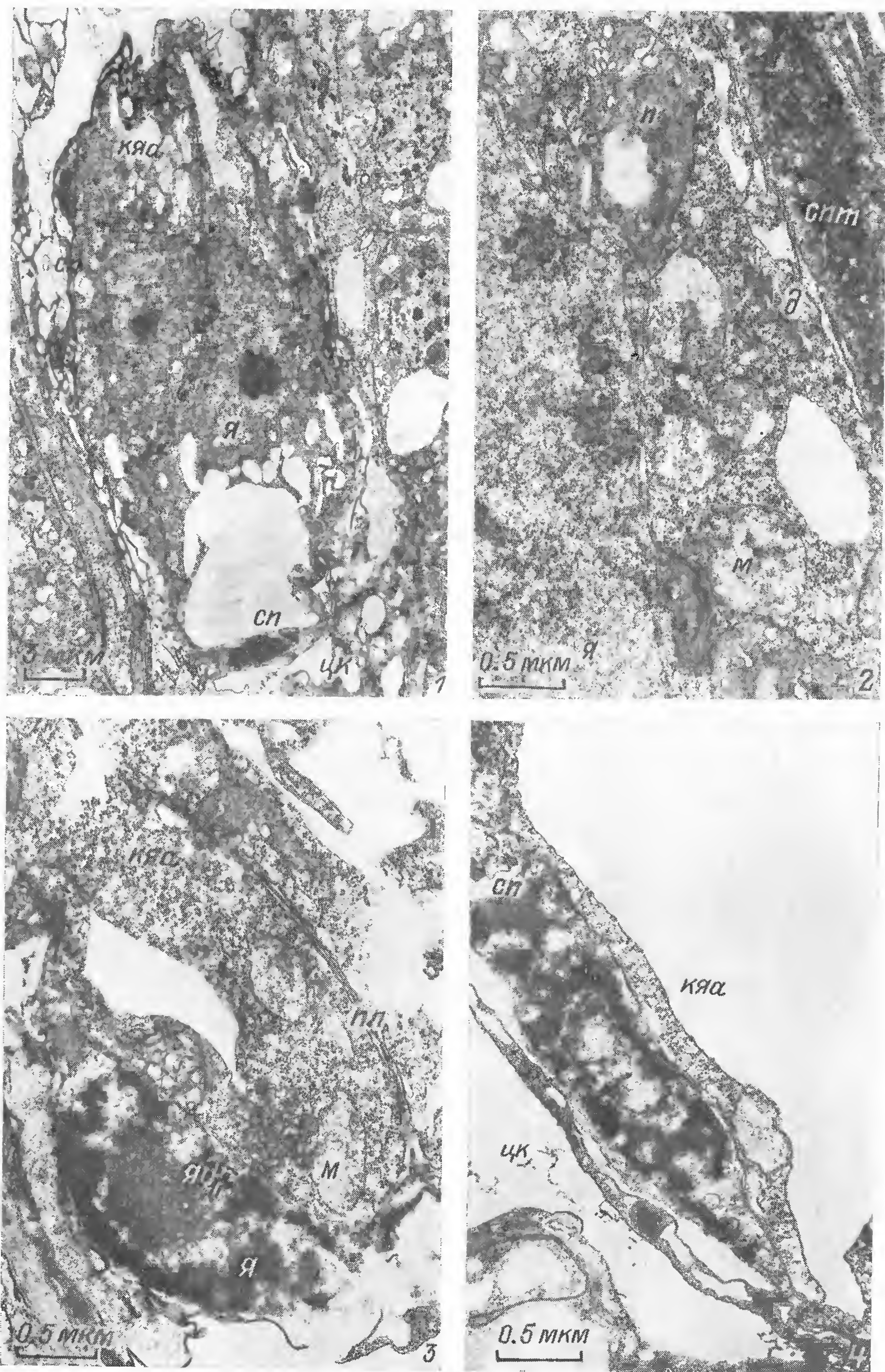


Таблица II. Фрагменты клеток «аномального» зародышевого мешка и спермии *Ulmus laevis*.

1 — клетки яйцевого аппарата и спермии, спермии располагаются между плазмалеммами клетки яйцевого аппарата и центральной клетки на расстоянии друг от друга; *2* — фрагмент клетки яйцевого аппарата; *3*, *4* — спермии окружены плазмалеммой, органеллы цитоплазмы в них не выявляются. *кяа* — клетки яйцевого аппарата, *пл* — плазмалемма, *сп* — спермии, *спт* — содержимое пыльцевой трубки, *цк* — центральная клетка, *ядр* — ядрышко. Остальные обозначения те же, что и в табл. I.

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 90 к.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136. Ботанический журнал. 1989. Т. 74. № 10. 1401—1544.